COUNTWAY LIBRARY
HC 413I C

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, professeur de biologie cellulaire,
G. GILSON, professeur d'embryologie, J. DENYS, professeur d'anatomie pathologique,
a l'Université catholique de Louvain.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME IV

1r FASCICULE

I Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes,
(Troisième partie. — Conclusions)
par G. GILSON.

II. La spermatogénèse chez les Chétognathes,
par Arthur BOLLES LEE.

III. Observations cytologiques sur les éléments séminaux des
Gastéropodes pulmonés,
par le Dr A. PRENANT.

IV. Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles,
par le Dr A. PRENANT.

V. Sur la structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les Oiseaux,
par le Dr J. DENYS.

LOUVAIN
Aug. PEETERS, Libraire,
rue de Namur, 11.

GAND
H. ENGELCKE, Libraire,
rue de l'Université, 24.

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

BOSTON MEDICAL
APR 27 1920
LIBRARY

CATALOGUED
APR 27 1920
M.E.C.

ÉTUDE COMPARÉE

DE LA

SPERMATOGÉNÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES

TROISIÈME PARTIE

Acariens. — Aperçu synthétique. — Conclusions.

PAR

G. GILSON

PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE
DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 31 *octobre* 1887.)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/la-cellule_1888_4

Acariens.

Très peu d'auteurs ont étudié les spermatozoïdes des acariens. Leydig (1), en 1855, décrivit et dessina, avec très peu de détails toutefois, les spermatozoïdes de l'*Ixodes testudinis*, et les cellules d'où il les fait dériver par une simple élongation. Pagenstecher (2), dans son beau mémoire sur l'anatomie des acariens, figure aussi quelques spermatozoïdes du *Trombidium*, lesquels, d'après lui, possèdent une tête et un appendice caudal, ainsi que trois éléments spermatiques de l'*Ixodes ricinus*; ceux-ci revêtent la forme d'un fuseau et ressemblent à ceux que Leydig a observés chez l'*Ixodes testudinis*. Claparède (3) a figuré ceux de l'*Atax* et du *Tetranychus*. Ils se rapprochent de ceux des aranéides. Enfin Henking (4) a étudié la formation des spermatozoïdes chez le *Trombidium fuliginosum*. Ses figures sont analogues à celles de Claparède. Contrairement à Pagenstecher, il n'y a pas observé de filament caudal.

Les travaux de ces deux derniers auteurs n'ont que des rapports très indirects avec notre sujet, car les spermatozoïdes de l'*Atax*, du *Tetranychus* et du *Trombidium* sont entièrement différents de ceux des gamasides et des ixodides qui doivent seuls nous occuper.

En somme, les éléments spermatiques de ces deux familles n'ont donc été qu'entrevus; car les descriptions de Leydig, de Claparède et de Pagenstecher sont très sommaires, et ne font d'ailleurs aucune mention de certaines particularités très curieuses que nous y avons observées et que nous allons décrire.

---

(1) Leydig : *Beiträge um feinere Bau der Arthropoden*; Muller's Archiv, 1855.

(2) Pagenstecher : *Beiträge zur Anatomie der Milben*. Leipsig, 1860-61.

(3) Claparède : *Studien am Acariden;* Zeitsch. f. wiss. Zool., 1868.

(4) Henking : *Beiträge zur Anat. Entwick. und Biologie von Trombidium* ; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1882.

Première étape.

Nous avons observé dans les cellules-mères divers stades de la segmentation binaire, FIG. **806**.

D'autre part nous n'y avons jamais rencontré d'amas cellulaires, colonies ou cystes, indiquant la mise en œuvre d'un autre mode de cytodiérèse. Aussi pensons-nous que le premier mode s'y produit exclusivement.

Deuxième étape.

Décrivons d'abord la cellule spermatique, c'est-à-dire l'élément qui en se différentiant devient un spermatozoïde. C'est une cellule globuleuse, ne présentant dans sa forme extérieure aucune particularité. Jamais nous ne l'avons vu produire de prolongements amiboïdes.

Le protoplasme est finement granuleux, et la membrane très mince, quoique fort nette.

Le noyau est très volumineux. Il présente une disposition remarquable qui a été décrite pour la première fois par le professeur CARNOY dans les cellules testiculaires des chilopodes. Ce noyau contient une masse considérable de caryoplasme. Cette masse limitée par la mince membrane nucléaire loge près de son centre un corps parfaitement sphérique : le nucléole. Celui-ci possède à son tour une mince membranule, à la face interne de laquelle sont appliqués des bâtonnets nucléiniens distincts et bien colorables par le vert de méthyle; son centre paraît vide.

Ce nucléole a donc la structure d'un noyau ordinaire et appartient à cette catégorie de corps que CARNOY a nommés nucléoles-noyaux.

Ce savant à d'ailleurs montré chez les chilopodes qu'il dérive directement de la couronne polaire de la caryocinèse (1). La membrane du noyau proprement dit se forme ultérieurement dans le cytoplasme à une certaine distance du noyau primitif, circonscrivant ainsi une masse plus ou moins modifiée de protoplasme, qui prend dès lors le nom de caryoplasme.

Les mêmes phénomènes se passent chez nos acarides. Nous avons représenté, FIG. **806**, deux cellules spermatiques encore adhérentes, qui viennent de naître par la division binaire d'une cellule-mère. Dans l'une de ces cellules le nucléole-noyau est déjà formé, mais il est encore plongé librement dans le cytoplasme. Dans l'autre le développement a fait un pas de plus :

(1) J. B. CARNOY : *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*; La Cellule, t. I, fasc. 2, p. 301.

une membrane mince, ondulée, encore mal affermie se voit dans la masse cytoplasmique, autour du petit noyau primitif. La portion de protoplasme qu'elle a circonscrite a déjà pris l'aspect plus lâche et plus grossièrement granuleux, présenté d'ordinaire par le caryoplasme de cette espèce.

La FIG. **807** marque une stade un peu différent : la membrane n'est pas encore formée, mais déjà le cytoplasme voisin du nucléole-noyau a pris le caractère grossièrement granuleux du caryoplasme des cellules adultes.

La formation de la membrane nucléaire proprement dite est plus ou moins hâtive. Il arrive exceptionnellement qu'elle est retardée jusqu'après le début de l'étirement de la cellule, ainsi qu'on le voit sur le FIG. **812**.

La cellule spermatique étant connue, suivons maintenant sa transformation en spermatozoïde.

Sa différentiation est assez simple; elle comprend les phénomènes suivants :

Tout d'abord la cellule entière s'allonge modérément et prend la forme d'un fuseau.

Notre planche XVI représente divers stades de cet allongement, ainsi que la forme du spermatozoïde adulte, dans quatre espèces de gamasides, que nous n'avons pas encore déterminées jusqu'ici.

Le noyau proprement dit subit une modification analogue : il s'étire en un long fuseau dans le *Gamasus* qui est parasite du *Bombus muscorum*. Chez les espèces qui hantent la *Silpha obscura* et *le Necrophorus variegatus*, il s'aplatit un peu tout en s'étirant moins, et prend la forme d'une amande, FIG. **813** à **824**.

En même temps le cytoplasme et le caryoplasme subissent, chacun de son côté, des modifications internes.

Le cytoplasme se remplit peu à peu de granules brillants, assez gros et très régulièrement rangés, FIG. **813**, **814**, **821**.

Que sont ces granules? Faut-il les regarder comme de très petites enclaves albuminoïdes ordinaires? C'est l'impression qu'ils nous firent au premier abord. Ou bien ne seraient-ils pas plutôt des épaississements occupant les points d'entrecroisement des trabécules du réticulum protoplasmatique? L'arrangement régulier, souvent linéaire et longitudinal de ces granules, l'uniformité de leur volume nous portent à croire qu'il en est ainsi.

L'orientation longitudinale du réticulum se manifeste surtout dans la couche périphérique du protoplasme, qui est adjacente à la membrane.

Examine-t-on à l'aide du nouvel objectif à immersion homogène de Zeiss, la surface d'un spermatozoïde mûr, on y distingue des lignes parallèles et longitudinales sur toute la cellule, fig. **815**, **817** à **822**, **824**. On parvient à s'assurer que ces lignes dérivent de séries de trabécules régularisées du réticulum. Elles tapissent la face interne de la membrane, comme celles que l'on distingue sous la cuticule de certains infusoires, ainsi que le chanoine Carnoy l'a décrit et le démontre chaque année dans ses leçons.

Lorsque le spermatozoïde est complétement achevé, on n'aperçoit, il est vrai, aucune trace des trabécules transversales ou obliques du réticulum; mais celles-ci sont au contraire très nettes sur certaines cellules spermatiques encore en voie de différentiation, ainsi que nous l'avons observé chez l'espèce parasite du *Bombus*, fig. **821**, et surtout chez celle de la *Silpha obscura* fig. **817**. On y suit facilement la différentiation du réticulum, c'est-à-dire la disparition des trabécules transversales, l'épaississement et la régularisation des trabécules longitudinales.

Les stries longitudinales, vues en coupe optique transversale, figurent autant de cannelures internes, fig. **816** et **823**. Elles présentent alors une épaisseur plus forte que leur aspect longitudinal ne permet de leur supposer.

Quelques spermatozoïdes un peu altérés de l'espèce du *Bombus* nous ont révélé une complication plus grande encore dans la structure de ces corps. Ces éléments avaient subi le contact de l'eau distillée et s'étaient gonflés notablement, fig. **819**. Chacune des stries était alors formée sur la plus grande partie de sa longueur par deux rangées de points parallèles; on eut dit que la strie primitive s'était dédoublée longitudinalement, et en même temps segmentée transversalement.

En certains endroits les deux rangées de points étaient remplacées par deux lignes interrompues et parallèles, formant ensemble une strie principale. Sans doute que dans ce cas le dédoublement longitudinal de la strie primitive s'était seul produit.

Une structure analogue de la couche périphérique se constate sur les spermatozoïdes de l'espèce parasite du *Necrophorus germanicus*, fig. **825** à **829**; seulement les stries y sont transversales et un peu obliques. Il semblerait ici que les trabécules transversales du réticulum se sont épaissies et régularisées, tandis que les longitudinales sont restées plus faibles et finissent par disparaître. Tous ces faits sont en accord avec la conception

moderne de la structnre réticulée du protoplasme, si bien étudiée et généralisée par J. B. Carnoy.

Passons maintenant aux modifications internes qui se manifestent dans le noyau.

Tout en s'allongeant il prend un aspect particulier. Chez l'espèce qui fréquente le *Bombus*, il commence par se remplir de grains réfringents; ceux-ci semblent ensuite se dissoudre ou se fusionner, et alors le noyau est rempli d'une substance hyaline et homogène, fig. **808** à **811**.

Dans les autres espèces, il prend le même aspect, mais nous n'y avons pas observé le stade à gros granules dont nous venons de parler. Nous avons remarqué souvent que l'acide osmique contracte la substance hyaline qui imbibe le caryoplasme; elle se présente alors sous la forme d'un coagulum allongé occupant le milieu du noyau. Cet état est représenté par les fig. **814** et **817**.

Quant au nucléole-noyau, il conserve en général dans le spermatozoïde mùr la structure qu'il possède dans la jeune cellule spermatique. De temps en temps cependant les bâtonnets nucléiniens y paraisssent plus ou moins fusionnés.

Chez l'espèce qui fréquente le *Necrophorus germanicus*, ce nucléole-noyau présente une disposition bien remarquable. Il semble sortir de son noyau par l'extrémité supérieure, puis perforer la membrane de la cellule et se faire jour au dehors. On le trouve souvent engagé à demi dans une ouverture de la membrane cellulaire, située sur la face latérale du fuseau, à peu près à égale distance des deux extrémités, fig. **826** à **828**.

Peut-être la membrane cellulaire n'est-elle que refoulée par le nucléole; elle échapperait à l'observation, grâce à son amincissement et à son accolement intime au noyau. Mais il est un fait qui rend plus probable l'existence d'une véritable perforation de la membrane : c'est la chute du nucléole. Nous l'avons observée à plusieurs reprises : la cellule présentait une ouverture béante devant laquelle gisait sur le slide le nucléole intact, fig. **830**. C'est le seul exemple que nous connaissions d'un noyau venant faire saillie hors de sa cellule. Cette disposition curieuse semble indiquer que dans l'imprégnation le spermatozoïde entre en contact avec l'œuf en s'y accolant latéralement, mais nous n'avons pas vérifié cette hypothèse.

Troisième étape.

Les spermatozoïdes mûrs sont libres. Chez le mâle nous les avons trouvés immobiles; dans une femelle ils présentaient de légers mouvements de contraction. Leydig a fait une observation semblable chez *l'Ixodes testudinis*.

Dans les quatre espèces que nous avons étudiées la nature cellulaire du spermatozoïde adulte se laisse reconnaître avec la plus grande facilité. La membrane avec les stries qui la tapissent est très nette, et le corps protoplasmatique bien distinct; la structure du nucléole-noyau est celle d'un noyau ordinaire. Un seul détail paraît énigmatique à première vue : le corps allongé ou amygdaliforme qui loge notre nucléole-noyau. Mais l'étude attentive de la genèse de ce corps, nous venons de le voir, démontre à l'évidence qu'il n'est pas autre chose que le noyau proprement dit, modifié dans sa forme et sa structure interne.

Nous avons trouvé deux fois dans la femelle des spermatozoïdes altérés : les lignes longitudinales étaient devenues très sineuses et paraissaient formées de gros points entièrement séparés. Tous les spermatozoïdes contenus dans ces femelles présentaient cette modification, fig. **824.**

RÉSUMÉ.

Chez les gamasides et les ixodides les phénomènes de la spermatogénèse peuvent se synthétiser de la manière suivante :

Première étape.

La segmentation binaire est le seul mode de multiplication des cellules-mères.

Deuxième étape.

La cellule spermatique contient un noyau volumineux, riche en caryoplasme et logeant un nucléole-noyau.

Cette cellule s'allonge plus ou moins; son noyau fait de même, tout en s'incrustant d'une substance hyaline. Mais le nucléole conserve sa forme et sa structure.

Divers détails dépendant du réticulum plasmatique apparaissent dans la couche périphérique de la cellule. Ces détails sont variables d'une espèce à l'autre. La situation du nucléole ne l'est pas moins; ce corps peut même émigrer du noyau, et venir se produire dans une ouverture latérale du spermatozoïde adulte.

Troisième étape.

Les spermatozoïdes achevés sont libres et isolés; immobiles dans le mâle, ils sont doués de mouvements de contraction chez la femelle (1).

(1) Avant de clore la partie analytique de ce travail, donnons un court aperçu du mémoire de Fr. Stuhlmann [1] sur la spermatogénèse des cyprides. Cet auteur est arrivé à des résultats très intéressants.

Il trouve dans la portion terminale du cœcum testiculaire un syncytium; c'est une production de la même nature que le plasmodium proliférateur que nous avons décrit chez les crustacés décapodes. Ce syncytium donne naissance à de grandes cellules mères uninucléées. Chez la *Cypris punctata*, celles-ci se divisent et produisent, par simple segmentation binaire, des cellules uninucléées qui se transforment en spermatozoïdes. Chez la *Cypris monacha*, la première étape débute de la même manière, mais se complique ensuite; en effet, certaines cellules deviennent multinucléées. Celles-ci s'allongent en longues bandelettes qui s'amincissent de plus en plus et présentent bientôt autant de renflements qu'elles contiennent de noyaux. Les noyaux eux-mêmes finissent par s'allonger et s'étirer. L'auteur ne pense pas cependant que le spermatozoïde des *Cypris* possède en réalité plusieurs noyaux, ce qui serait un phénomène absolument inconnu jusqu'ici et extrêmement remarquable. Il pense plutôt que ces premières bandelettes multinucléées se sectionnent plus tard en autant de tronçons qu'elles possèdent de noyaux; mais il n'a pu acquérir la certitude à cet égard. Chez la *Cypris punctata* les cellules nées par segmentation s'allongent simplement pour se transformer en spermatozoïdes. Leur noyau s'allonge aussi, devient fusiforme, puis filiforme et se retrouve en cet état dans l'axe du spermatozoïde mûr, qui ne tarde pas à s'entourer d'une spirale. Plus tard le fil central devient invisible.

Il n'est donc question dans ce groupe ni de spermatocystes, ni de spermatogemmes, ni de Nebenkern.

Il n'y a pas de spermatophores chez les cyprides. Liljeborg [2] soutenait déjà en 1853 que les spermatophores dont parle Zenker sont les vrais spermatozoïdes. Ce fait est désormais acquis à la science.

(1) Fr. Stuhlmann : *Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und Spermatogenese der Cypriden*; Aus dem zoologischen Institut zu Freyburg I. B., Mit Tafel XXXII.

(2) Liljeborg : *De crustaceis ex ordinibus tribus : Cladocera, Ostracoda et Copepoda in Suevia occurrentibus*. Lund, 1853.

DEUXIÈME PARTIE.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Nous nous sommes borné jusqu'ici à présenter au lecteur les résultats de nos recherches dans les principaux groupes d'arthropodes, et à tirer des faits les déductions les plus immédiates dans chacun de ses groupes en particulier.

En d'autres termes, nous avons décrit successivement les phénomènes que présente la spermatogénèse chez les myriapodes, les divers ordres d'insectes, les arachnides et les crustacés.

Il nous reste maintenant, pour que ce livre réponde à son titre, à comparer entre eux ces résultats particuliers, afin d'en tirer des conclusions plus générales.

Nous suivrons dans cette seconde partie une marche synthétique. Au lieu d'analyser en détail, comme nous l'avons fait précédemment, les trois étapes de la spermatogénèse, l'une après l'autre, dans chaque animal, nous considèrerons chacune d'elles, prise à part, en notant les modifications qu'elle subit dans toute la série des arthropodes.

Après cette récapitulation, il nous sera possible de rechercher dans le dédale des variations ce qu'il y a de constant et d'essentiel, de marquer en un mot les faits généraux qui constituent ce qu'on est convenu d'appeler *Lois* en biologie.

I.

APERÇU SYNTHÉTIQUE.

Première étape.

La première des trois étapes de la spermatogénèse embrasse tous les phénomènes qui ont trait à la genèse de la cellule spermatique. Son étude a pour but de retracer l'histoire de la généalogie et de la naissance de la

cellule privilégiée qui se transforme en spermatozoïde. C'est assez dire qu'elle comprend avant tout des phénomènes de division cellulaire, puisque toute cellule dérive d'une autre cellule par voie de division.

Il n'en résulte pas que l'étude de cette étape soit facile et simple, car ce phénomène de la division cellulaire est lui-même susceptible de nombreuses variations dans ces détails, ainsi que l'ont démontré plusieurs cytologistes et surtout J. B. Carnoy (1).

Pour être complète, l'étude de cette étape devrait prendre comme point de départ les premières d'entre les cellules de l'être en voie de développement, qui ne doivent plus engendrer que des éléments spermatiques, c'est-à-dire en d'autres termes nos *métrocytes primordiales*.

Elle devrait ensuite étudier la division de ces métrocytes, et suivre le développement de leur lignée jusqu'à la naissance de la cellule spermatique.

Malheureusement de grandes difficultés entourent les débuts de cette évolution; leur étude exige beaucoup de temps et de patience, et pourront fournir matière à des publications spéciales. Jusqu'à ce jour nous n'avons pu reconstituer l'histoire complète des métrocytes que chez les lépidoptères. Pour les autres groupes, force nous a été de prendre pour point de départ les éléments contenus dans le testicule pendant le jeune âge, sans pouvoir nous assurer du nombre de générations qui les séparaient des métrocytes primordiales.

Ces éléments sont tantôt des cellules libres et uninucléées : c'est le cas des insectes des arachnides, des myriapodes et des crustacés édriophthalmes.

D'autres fois ce sont des masses indivises de protoplasme contenant des noyaux : tel est le plasmodium pariétal que nous avons décrit chez les crustacés décapodes et stomatopodes, et qui dérive sans doute de la fusion d'un épithélium tapissant la cavité testiculaire dans le jeune âge, comme l'a observé Grobben.

A défaut de données positives sur l'origine de ces premiers éléments, nous avons dû nous contenter d'en suivre l'évolution; c'est-à-dire d'observer les phénomènes de division dont les métrocytes, ou le plasmodium et leurs descendants deviennent le siège. Nous avons constaté dans ces phénomènes les variations les plus divergentes.

(1) J. B. Carnoy : *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*; La Cellule, tome I, 2e fascicule.

Tout est variable dans la division des cellules testiculaires des arthropodes : le mode de division du noyau, celui de la scission du protoplasme, enfin les relations qui existent entre ces deux ordres de phénomènes.

Sous tous ces rapports on observe des différences notables dans les diverses familles d'un ordre, et même dans les diverses espèces d'un seul genre. Il y a plus, chez un même individu on peut trouver des variations dans le mode de deux générations cellulaires successives.

Nous allons passer rapidement en revue les particularités que présentent les cellules testiculaires :

1° Dans la caryodiérèse;

2° Dans la plasmodiérèse;

3° Dans les rapports qu'affectent entre eux la division du noyau, la division du protoplasme et le partage de la membrane.

1° *Caryodiérèse.*

On en connaît deux types principaux : la *caryocinèse* et la *caryosténose*. Ces deux termes remplacent les dénominations *division indirecte* et *division directe* de Flemming; J. B. Carnoy, qui a proposé le second, leur a assigné un sens précis dans son mémoire sur la Cytodiérèse chez les arthropodes(1).

Rappelons que l'une des principales conclusions de cet important travail est que ces deux modes de caryodiérèse ne sont pas essentiellement distincts.

Nous ne suivrons pas le savant professeur dans le développement des nombreux arguments qu'il produit à l'appui de cette manière de voir, ce serait sortir de notre cadre. Pour tout ce qui concerne la division en elle-même, nous devons nous borner à renvoyer le lecteur à ce mémoire. Il y apprendra entre autres choses que les deux modes de division nucléaire ont été observés dans les cellules testiculaires des insectes et surtout des crustacés, et il y constatera les variations plus ou moins profondes que ces deux modes peuvent présenter.

Appelons simplement l'attention sur un fait qui ressort plus spécialement de nos propres recherches; ce fait le voici. *Parmi les éléments testiculaires*, la caryosténose se produit surtout, si pas exclusivement, dans les amas qui constituent des réserves destinées à la saison d'activité suivante,

(1) J. B. Carnoy : L. c., p. 408 et suiv..

c'est-à-dire dans des éléments animés en ce moment d'une faible activité prolifératives; la caryocinèse y apparaît plus tard, dès le début de leur entrée en fonctionnement actif. Les crustacés édriophthalmes et les décapodes nous ont surtout présenté ce double fait avec évidence dans les noyaux de leurs cellules pariétales, de leur plasmodium et enfin de leurs métrocytes.

Il semble donc que la caryocinèse soit de loin le mode le plus adapté à la multiplication rapide, à la véritable prolifération des cellules testiculaires. Cependant on ne pourrait nier que la caryosténose ne puisse suffire, dans certains cas, à un travail de prolifération active, tel que celui que nous avons signalé dans les noyaux plasmodiques du *Porcellio dilatatus*, pendant le jeune âge (1).

2° *Plasmodiérèse.*

Ce phénomène a été étudié d'une manière approfondie dans les cellules testiculaires par J. B. Carnoy dans son mémoire déjà cité (p. 372 à 394).

Il résulte de ses recherches que la division du protoplasme peut s'y faire soit par un simple étranglement, soit à l'aide d'une plaque cellulaire, soit à l'aide de ces deux procédés à la fois.

3° *Rapports entre la caryodiérèse, la plasmodiérèse et la division de la membrane.*

Ces rapports sont extrêmement variables. On peut distinguer à ce point de vue dans les cellules testiculaires des arthropodes trois cas principaux :

1er cas. La plasmodiérèse s'opère immédiatement après la caryodiérèse, et la membrane se partage entre les deux nouvelles cellules.

2e cas. La plasmodiérèse se fait encore immédiatement, mais la membrane de la cellule-mère reste étrangère à la division.

3e cas. La plasmodiérèse tarde jusqu'après la division des deux premiers noyaux, et la membrane de la métrocyte est aussi réservée.

Reprenons.

1er cas. La plasmodiérèse s'opère immédiatement après la caryodiérèse, la membrane cellulaire se divise aussi, et les deux nouvelles cellules se séparent.

(1) Voir 2e Mémoire, p. 110.

Ce mode de division n'est autre que la segmentation binaire proprement dite, ou segmentation *exogène*(1), le plus fréquent de tous les modes de division.

Selon toute probabilité, c'est par la segmentation binaire que débute la multiplication dans les métrocytes primordiales en général. Le travail de Spichardt(2), qui a paru depuis la publication de notre première partie, met la chose hors de doute, mieux encore que nous ne l'avions fait, pour ce qui concerne les lépidoptères.

Ce mode s'observe seul dans l'évolution des cellules testiculaires chez les myriapodes, chilognathes et chilopodes, chez les acariens et les crustacés amphipodes.

Chez les insectes il se produit aussi avec une grande activité, mais le deuxième et le troisième mode (segmentation endogène et division simultanée) s'y produisent aussi, ainsi que nous le rappellerons tout-à-l'heure.

Il en est chez les aranéides comme chez les insectes.

Chez les crustacés édriophthalmes, stomatopodes et décapodes, la segmentation binaire s'observe seule pendant la période d'activité. Chez les cirripèdes nous avons constaté l'existence de ce mode, mais la présence de cellules multinucléées nous porte à y admettre aussi le troisième mode; néanmoins, jusqu'à nouvel ordre, nous maintenons sur ce point les restrictions que nous avons faites antérieurement (3).

2e cas. La plasmodiérèse se fait encore après la caryodiérèse, mais la membrane de la cellule-mère ne prend pas part à la division.

Ce second mode constitue la segmentation *endogène* de Carnoy (4).

Ce mode est fréquent chez les insectes. Nous l'avons observé pour la première fois chez un diptère, l'*Ornithobia cervi*. Mais depuis la publication de notre premier fascicule nous l'avons retrouvé dans divers ordres, entre autres chez les coléoptères.

---

(1) Plusieurs botanistes appellent ainsi la division binaire dans laquelle la membrane de la cellule se retrouve tout entière autour des cellules filles, en opposition avec la multiplication cellulaire par voie libre ou endogénique, laquelle est caractérisée par ce que les nouvelles cellules naissent et organisent leur membrane propre au sein du protoplasme de la cellule-mère dont la membrane persiste et leur sert d'enveloppe commune.

(2) Spichardt : *Beiträge zu der Entwick. der männlichen genitalien und ihrer Ausfurgänge bei Lepidopteren*; Verh. d. nat. Ver. Jahrg. XXXXIII, 5. Folge, III Bd.

(3) Voir 1r Mémoire, p. 198 et 199.

(4) J. B. Carnoy : *Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons*. Gand, 1870, p 91. — Carnoy ayant observé dans le sporange de certaines mucorinées une véritable segmentation binaire interne, respectant la membrane sporangiale qui entoure encore les spores à la maturité, a proposé cette dénomination nouvelle, afin de distinguer ce mode de la segmentation binaire ordinaire ou exogène.

Ce qui le caractérise, c'est que la membrane de la cellule-mère ne se retrouve pas dans la membrane des cellules-filles. Cette dernière est dans toute son étendue une formation nouvelle, née de la différentiation de la couche externe du protoplasme; la membrane de la cellule-mère persiste en dehors sous la forme d'une enveloppe commune.

Si la membrane primitive se brise ou se résorbe bientôt, cette division donne naissance à deux cellules libres, comme dans la segmentation binaire proprement dite.

Mais souvent elle persiste et semble même se consolider. De leur côté les deux cellules-filles entrent en une nouvelle segmentation binaire, et ce phénomène se poursuivant régulièrement engendre un amas de cellules qui sont maintenues ensemble par la membrane de la cellule-mère, et forment une colonie d'aspect identique à celles qui doivent leur origine à la division simultanée.

Notons que l'on rencontre souvent de volumineuses colonies qui ne sont plus entourées d'une membrane. Celle-ci en effet se résorbe à un moment donné; ou bien elle crève, parce qu'elle est distendue outre mesure par les éléments internes qui s'accroissent tout en proliférant.

3e cas. La division du protoplasme reste en retard sur la division du noyau. Les deux premiers noyaux se divisent à leur tour avant que le protoplasme n'entre en mouvement, et la cellule devient multinucléée. Plus tard cependant le protoplasme se scindera en autant de cellules qu'il renferme de noyaux, c'est-à-dire qu'il subira le phénomène de la *division simultanée*.

C'est ce mode qui engendre les amas de cellules contenues dans la membrane de leur métrocyte, et que nous avons appelés colonies ou cystes. Un seul caractère différencie ce mode d'avec le précédent : le protoplasme demeure indivis pendant un certain temps après l'achèvement de plusieurs divisions nucléaires. Il en résulte que la première plasmodiérèse donne simultanément naissance à plus de deux cellules. Comme dans la segmentation endogène, la membrane de la cellule-mère ne se retrouve pas dans les cellules-filles; elle leur reste toujours extérieure et sert d'enveloppe générale à la colonie, au moins pendant un certain temps.

On voit que ce mode est loin d'être essentiellement différent du précédent. Un simple retard de la plasmodiérèse suffit pour que la première de ces deux variétés de division soit remplacée par la seconde. Aussi n'est-il pas étonnant de voir souvent ces deux modes mis en œuvre en même temps et côte à côte, dans un même massif d'éléments spermatiques.

Nous avons signalé la formation simultanée chez les insectes et les arachnides.

M. Wielowiejski (1), notre savant collègue de Lemberg, qui a bien voulu contrôler nos recherches sur les lépidoptères, pense que la division simultanée dont nous venons de parler ne se produit pas chez ces insectes, et que la plasmodiérèse suit toujours de près la première division du noyau; la métrocyte ne passerait donc jamais par le stade de cellule multinucléée.

Il est incontestable, à nos yeux, qu'il existe des cellules multinucléées chez les insectes, excepté, peut-être, chez les divers diptères que nous avons examinés.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, des recherches terminées trop tard pour être consignées dans notre premier fascicule nous ont permis de constater l'existence de la segmentation endogène dans plusieurs ordres d'insectes. Néanmoins nous continuons à trouver en même temps des cellules multinucléées ne présentant aucun indice de plasmodiérèse, même en employant la méthode de Wielowiejski. Cette méthode est cependant très défavorable à la recherche des cellules multinucléées.

En effet, elle consiste dans l'application brusque d'agents fixateurs très énergiques, tels que l'alcool absolu, qui contractent fortement le protoplasme. Or, il est très possible que cette action condense une certaine masse de protoplasme autour de chaque noyau pris comme centre, surtout dans les cellules où le travail naturel de partition du protoplasme s'ébauche déjà, sans s'indiquer encore à l'état frais. Nous pensons que la fixation rapide, mais modérée des éléments saisis dans leur milieu normal par un agent gazeux, l'anhydride osmique ou sulfureux, appliqué comme nous le faisons, est la méthode la plus délicate et la mieux appropriée à l'étude de ces éléments. Elle est bien loin de produire la fusion des cellules. Car elle permet de distinguer, déjà par leur simple aspect, les cellules à 2, 3, 4 ou 5 noyaux des amas de 2, 3, 4 ou 5 cellules individualisées par l'autre mode de division, c'est-à-dire par la segmentation endogène. Son usage ne nous permet pas de douter de l'existence des cellules multinucléées et, par suite, de la plasmodiérèse simultanée chez les insectes.

de la Valette St-George et Spichardt admettent d'ailleurs l'existence de ces cellules chez les mêmes animaux. Notons cependant que nos nouvelles recherches n'ont pas porté sur les espèces que Wielowiejski a étudiées; il n'est pas impossible que les deux variétés si voisines de cytodiérèse ne soient liées ni aux familles, ni aux genres ni même aux espèces.

(1) Wielowiejski : Archives slaves de Biologie, fascicule I, tome II, p. 30, 1886.

Remarques.

1° *Genèse des colonies de dernière génération.*

Depuis la publication de notre premier fascicule, nous avons fait sur les lépidoptères quelques nouvelles observations qui ont jeté un peu de lumière sur une question que nous avions laissée indécise : la question de l'origine du noyau satellite des colonies spermatiques, que nous avons appelé conventionnellement et sous condition »noyau femelle«.

Ces recherches nous ont en effet révélé une variété particulière et très intéressante de cytodiérèse endogène, que nous allons décrire brièvement. C'est le *Cossus ligniperda* qui nous en a fourni les plus beaux exemples, et qui nous servira de type.

Prenons comme point de départ la fig. **854** qui représente une des métrocytes génératrices des colonies de cellules spermatiques.

Par la division de son noyau, cette métrocyte devient binucléée, fig. **855**.

A partir de ce moment, son évolution peut suivre deux voies différentes dont l'une est une variété de la segmentation binaire endogène, tandis que l'autre est un cas particulier de la division simultanée.

Les fig. **856** et **857** appartiennent au premier mode. Dans la fig. **856**, l'un des deux noyaux a subi des modifications : il a pris une forme allongée, et son élément nucléinien est devenu plus grêle et très fragmenté.

La fig. **857** est au stade ultérieur; la division du protoplasme s'est opérée. La membrane de la métrocyte cependant ne s'est pas partagée : nous sommes donc en présence d'un cas de formation endogène.

Mais, fait remarquable, une seule des deux cellules-filles s'entoure de toute part d'une membrane propre, prend des contours nets en s'arrondissant un peu, en un mot revêt les caractères d'une cellule bien individualisée. C'est celle qui contient le noyau qui a gardé son aspect primitif, reconnaissable à sa sphéricité et à la forme de tronçons épais et assez longs de son élément nucléinien.

L'autre cellule ne s'organise pas de membrane propre; elle demeure intimement accolée à la membrane de la métrocyte par sa surface externe. Quant à sa face interne, celle qui regarde l'autre cellule, elle reste mal limitée, dépourvue de toute membrane distincte, et se moule sur la cellule-sœur. Elle contient le noyau modifié. L'accolement de cette cellule à la membrane primitive, sa privation de membrane du côté interne, et enfin son

sort ultérieur démontrent qu'elle demeure pour ainsi dire propriétaire de la membrane de la métrocyte, qui contient aussi sa consœur. Il en résulte que, dans ce mode de division, *l'une des deux cellules-filles de la métrocyte contient l'autre.*

Dans l'autre mode, la scission du protoplasme ne s'opère pas aussitôt après la division du noyau. Les deux nouveaux noyaux peuvent se diviser encore avant qu'elle ne se réalise; témoins les FIG. **858**, **859**, **861** et **862**. La FIG. **862** qui contient quatre noyaux identiques d'aspect démontre que la division simultanée doit s'y produire.

Mais ici encore surgissent des variations. En effet la FIG. **860** faisant suite à la FIG. **859** établit que, dans une cellule à plusieurs noyaux, la division peut ne s'opérer qu'autour d'un seul d'entre eux. Les FIG. **861**, **863** et **864** nous indiquent également des variétés de développement, dans lesquelles les deux espèces de noyaux se multiplient plus ou moins vite.

Cependant, au milieu de toutes ces variations, un fait demeure constant: lors de la division du protoplasme, qu'elle soit binaire ou multiple, une partie de cet élément s'entoure d'une membrane propre et s'individualise nettement; tandis que l'autre conserve pour membrane la membrane persistante de la métrocyte, et contient l'autre partie.

Nous appellerons cette partie enveloppante *cellule-reste* de la métrocyte.

Tôt ou tard, le noyau ou les noyaux de la cellule-reste se différentient comme nous l'avons décrit à propos de la FIG. **856**.

Grâce à ces données, un coup d'œil comparatif jeté sur les stades plus avancés du développement, FIG. **865**, **866** et **867**, permet de reconnaître dans ces noyaux différentiés les noyaux satellites ou «femelles», qui se retrouvent plus tard à côté des faisceaux de spermatozoïdes.

Ainsi, dès l'apparition de cette différentiation nucléaire, la lignée d'une métrocyte, se trouve divisée en deux sortes éléments distincts. La première, représentée par les noyaux qui conservent l'aspect qu'ils ont pendant la période d'activité cinétique, c'est-à-dire la forme sphérique et les bâtonnets nucléiniens épais, constitue l'élément fertile ou proliférateur. Elle doit donner naissance aux cellules coloniales et actives, et par là aux spermatozoïdes.

La seconde comprend les noyaux modifiés, et forme l'élément stérile, simple satellite du premier pendant toute l'évolution.

La particularité variable de cette évolution c'est le nombre de noyaux de chaque espèce, contenus dans la cellule au moment de la plasmodiérèse.

S'il n'y a qu'un noyau proliférateur, la cellule se divise seulement en deux parts; cette division est une variété de la segmentation endogène.

S'il y a plusieurs noyaux proliférateurs, il est probable que la division simultanée se produit et engendre, d'une part, autant de cellules proliféra-trices qu'il y a de noyaux de cette espèce, et de l'autre, la cellule-reste contenant le ou les noyaux modifiés. En tous cas, le protoplasme appartenant à l'élément stérile, qu'il contienne un ou plusieurs noyaux, reste toujours indivis; il est libre du côté interne, jusqu'à la fin de l'évolution on le voit s'insinuer entre les cellules coloniales et, plus tard, entre les spermatozoïdes.

On le voit, l'origine du noyau-satellite ou femelle n'est plus douteuse. Il ne provient pas de l'extérieur comme le noyau-satellite des îlots plasmodiques de l'*Asellus*, mais bien de la métrocyte elle-même. C'est du reste ce que nous avions toujours pensé.

Dans notre première partie nous nous sommes demandé, sans pouvoir résoudre la question, si ce noyau dérive de la première division du noyau de la métrocyte, ou s'il appartient à une génération nucléaire postérieure.

A cela nous pouvons répondre aujourd'hui que, dans certains cas, l'un des deux premiers noyaux se transforme immédiatement en noyau-satellite; les FIG. **856** et **857** le prouvent.

Mais la question ne se résout plus avec la même évidence dans le cas des jeunes colonies où la différentiation nucléaire est plus tardive, et dont les FIG. **858** à **860** fournissent des exemples. Ces figures laissent place au doute.

Le mode remarquable de cytodiérèse endogène que nous venons de décrire comme donnant lieu à une *cellule-reste* trouve son analogue dans un genre de cellules bien différent des cellules testiculaires : dans les cellules géantes de la moelle des os. Comme on peut le voir dans l'intéressant mémoire de notre savant collègue, J. DENYS (1), ces cellules donnent naissance à une génération endogène de cellules-filles par caryosténose. Ces cellules-filles demeurent longtemps enfermées dans l'intérieur de la cellule-mère. Le noyau de celle-ci persiste et continue pendant un certain temps à engendrer par sténose les noyaux de nouvelles cellules-filles: il représente donc, à part cette dernière particularité, le noyau-satellite des colonies spermatiques.

Ces données sur le développement des colonies qui doivent se trans-

(1) J. DENYS : La Cellule, tome II, 2e fascicule, 1887.

former en faisceaux de spermatozoïdes ne sont pas en complet désaccord avec celles que DE LA VALETTE St-GEORGE a recueillies chez l'*Ilybius fenestratus* et les lépidoptères, et publiées depuis l'apparition de notre premier fascicule (1).

Néanmoins, nous nous séparons du savant professeur de Bonn sur certains points mentionnés dans ses conclusions.

DE LA VALETTE admet que les cystes sont entourés d'une membrane formée de cellules, fait que nous avons contesté et que nous contestons encore.

Autrefois DE LA VALETTE se bornait à dire que cette membrane des cystes dérive de la juxtaposition des cellules périphériques; aujourd'hui il va plus loin. Il a vu que les cellules de la membrane cystique dérivent directement de la métrocyte, et que les deux premiers noyaux de celle-ci sont le noyau de la première spermatocyte et le noyau de la première cellule du cyste.

Nous avons montré que telle est bien la signification des deux premiers noyaux dans certains cas, FIG. **856** et **857**. Mais nous avons trouvé des métrocytes où ce fait n'est nullement évident : telles sont celles des FIG. **859** à **862**; DE LA VALETTE n'a rien figuré ni décrit de semblable.

Ensuite nous avons mis en relief un fait dont DE LA VALETTE ne s'occupe pas, bien qu'il soit très intéressant au point de vue cytologique; nous avons dit que, des deux premières cellules-filles de la métrocyte, l'une contient l'autre.

Enfin nous soutenons que la membrane des colonies n'est jamais formée de plusieurs cellules. La *cellule-reste* demeure indivise dans tous les insectes que nous avons examinés. Les FIG. 4 et 9 de DE LA VALETTE (2) sont basées sur des apparences trompeuses. Les indices de limites cellulaires de sa FIG. 4 doivent s'expliquer par des plis artificiels; il en est peut-être de même pour sa FIG. 9. Nous avons eu maintes fois sous les yeux des membranes provenant de colonies crevées et dispersées; aucune ne présentait la moindre trace de limites cellulaires. Elles étaient tapissées d'une couche irrégulière de protoplasme qui, parfois, présentait *l'empreinte des cellules coloniales*; mais alors ces empreintes ne correspondaient nullement aux noyaux satellites.

(1) DE LA VALETTE St-GEORGE : Arch. f. mik. Anat, Bd. XXVIII, Vierte Mittheilung, et Bd. XXX, Funfte Mittheilung.

(2) DE LA VALETTE : Archiv f. mik. Anat., Bd. XXX.

C'est donc à tort, répétons-le, que cet auteur considère les cystes comme entourés d'une membrane multicellulaire; leur enveloppe est une membrane cellulaire ordinaire, la membrane de leur métrocyte. Les colonies sont contenues dans une grande cellule creuse, à plusieurs noyaux quiescents, dont le protoplasme n'est nullement limité du côté interne et touche les cellules coloniales à nu : comme le protoplasme d'une cellule quelconque touche une enclave ou une inclusion, ou comme le plasmodium des décapodes enrobe la génération de jeunes métrocytes qu'il a engendrées (1), ou encore comme le protoplasme restant d'une thèque de champignon baigne les 8 spores qui s'y sont formées par voie endogène.

Ces rapports du protoplasme de la cellule-reste avec les cellules internes nous suggèrent une remarque au sujet des figures du *Cossus*, données par DE LA VALETTE. La membrane des cystes y est complétement séparée de l'amas des cellules internes par un espace vide. Cet aspect est dû à une altération produite par le mode de préparation; nous l'obtenons chaque fois que nous employons le sérum, réactif favori du savant de Bonn.

Il est bien vrai que la membrane de la cellule-reste s'épaissit et se fortifie chez le *Cossus*, en même temps que ses noyaux s'aplatissent par l'effet de la pression interne du contenu, qui gagne en volume, comme nous l'avons dit il y a longtemps.

Il en résulte que l'enveloppe prend l'aspect de la couche périphérique d'une cellule adipeuse de vertébré, qui contiendrait plusieurs noyaux. Mais sous cette membrane il reste toujours une couche plus ou moins épaisse de protoplasme, en contact immédiat avec les cellules. Cette couche se voit nettement lorsqu'on évite le contact des liquides aqueux; ceux-ci altèrent les colonies en les gonflant et en séparant l'enveloppe du contenu.

Dans les dessins de DE LA VALETTE les cystes portent des prolongements de longueur et de forme variables; l'auteur les considère comme des dépendances d'une des cellules de la membrane des cystes. Il semble trouver dans leur présence une nouvelle preuve de la nature multicellulaire de cette enveloppe. Ces prolongements s'observent en effet, mais leur existence ne prouve pas la thèse de DE LA VALETTE. Ils sont formés ordinairement par le protoplasme de la cellule-reste à lui tout seul, FIG. **866**. Mais nous avons vu parfois une ou plusieurs cellules *coloniales* y pénétrer en s'étirant, comme on le voit dans le cyste de l'*Arctia fuliginosa* représenté FIG. **867**.

(1) Voir nos fig. 415, 418, 419, etc.

En examinant des coupes transversales du testicule, on découvre la raison d'être de ces prolongements. On y remarque que les cystes sont comprimés dans le sac qui les loge, et que les prolongements en question s'insinuent dans les espaces très réduits qui, çà et là, existent entre eux. Il paraît évident dès lors que les prolongements se développent sur les points où l'accroissement du cyste rencontre le moins de résistance. L'anastomose éventuelle de deux prolongements se rencontrant dans le même espace ne serait pas un fait étonnant, et fournirait la seule explication que l'on puisse donner de la figure de DE LA VALETTE.

Nous ne pouvons nous empêcher de relever encore une réflexion formulée par notre collègue allemand dans sa dernière communication. Il y insinue que nous avons présenté comme une découverte personnelle notre description de la formation des cystes, qu'il qualifie de « *vermeintliche Entdeckung* », tandis que ces faits étaient connus depuis longtemps, comme beaucoup d'autres faits de notre travail. . . . . .

Ces reproches ne sont nullement justifiés.

Nous avons dit dans notre Historique ce que DE LA VALETTE et les autres auteurs avaient vu en fait de stades de la formation des cystes, et nous avons critiqué leurs résultats, comme c'était notre droit. Ensuite nous avons exposé nos recherches et présenté notre manière de voir personnelle. Nous croirions difficilement que DE LA VALETTE n'a pas lu notre exposé historique.

Notre honorable contradicteur use parfois de termes qui pourraient faire supposer à ses lecteurs que nous n'avons pas tenu compte de ses propres observations; nous n'avons cependant jamais manqué de le citer et de le critiquer aux endroits opportuns

Nous demandons qu'on discute nos observations, et qu'on réponde à nos propres critiques, mais qu'on le fasse avec précision et netteté, plutôt que par des insinuations vagues et équivoques. Car nous ne cherchons qu'à nous éclairer au sujet des résultats obtenus par nos prédécesseurs, aussi bien que sur les problèmes encore obscurs que nous étudions nous-même.

Nous prions aussi notre savant collègue de ne pas exiger que nous renoncions à nos yeux, et que nous employons exclusivement ses méthodes qui, selon-nous, sont loin d'être irréprochables, et sont en partie la cause de l'aspect douteux et du manque de netteté de ses figures.

Pour synthétiser tout ce que nous avons dit au sujet des deux derniers modes de division dans les cellules testiculaires, résumons ce que nous savons de l'origine des colonies ou cystes.

Ces groupes de métrocytes ou de cellules spermatiques naissent toujours aux dépens d'une seule cellule-mère, dont la membrane persiste et leur sert d'enveloppe.

Ils prennent naissance soit par segmentation endogène, soit par division simultanée. Enfin les colonies de dernière génération, *mais celles-là seulement*, présentent, au moins chez certaines espèces, une variété de formation endogène dans laquelle une partie seulement de la métrocyte donne des cellules proliféatrices, tandis que l'autre donne la cellule-reste qui contient toutes les autres.

Une question se présente ici à notre esprit : la segmentation binaire proprement dite ne pourrait-elle jamais donner naissance à des colonies cohérentes? Nous n'y voyons pas d'impossibilité. Bien des œufs donnent en effet naissance par ce mode à des masses blastodermiques solides ou vésiculeuses, analogues à des colonies. Il faut remarquer cependant que dans ces œufs la membrane ovulaire intervient peut-être pour une part dans le mécanisme de l'union des cellules; tandis que rien ne pourrait jouer ce rôle à l'égard des métrocytes bi-segmentées. Néanmoins on peut concevoir que des cellules segmentées demeurent unies intimement par leur membrane primitive, surtout si elle s'est établie à l'aide d'une plaque, et que leurs cellules-filles fassent de même : ainsi naîtraient des colonies dépourvues de noyau-satellite et d'enveloppe, et analogues aux chaînes de métrocytes que nous avons figurées chez le *Lithobius*. Ces dernières ont une forme linéaire; mais il suffirait que le plan de segmentation cesse d'être parallèle dans toutes les divisions successives que subissent ces cellules, pour donner à leur ensemble la forme d'un amas globuleux. En réalité, il serait difficile de distinguer ce mode d'avec la segmentation endogène, étant donnés deux faits qu'il faut noter : 1° la minceur parfois extrême de la membrane coloniale; et 2° la précocité éventuelle de sa disparition. Même dans les cas de segmentation endogène évidente (*Ornithobia*) ou de division simultanée, il arrive souvent que la membrane de la métrocyte d'une colonie sans cellule-reste se résorbe de bonne heure. Il en résulte des colonies sans membrane, dont les éléments sont maintenus par leur seule cohésion ou par leur attaches réciproques.

Ces groupements ne méritent nullement le nom de *cyste* qui, d'après son étymologie, veut dire *sac;* c'est pourquoi nous avons préféré la dénomination de *colonie*, qui n'implique ni origine ni structure particulières.

2° *Genèse des métrocytes aux dépens du plasmodium chez les crustacés décapodes et stomatopodes.*

Chez ces crustacés la spermatogénèse est discontinue; les premières métrocytes de chaque saison de prolifération se forment aux dépens d'un plasmodium pariétal, FIG. **417** à **419**, FIG. **590**.

Ce fait de la formation de cellules aux dépens d'une masse multinucléée indivise n'appartient, à proprement parler, à aucune des trois variétés de division dont nous avons parlé.

Cependant ce mode est voisin de la segmentation avec *cellule-reste*, car il donne naissance également à des cellules proliféatrices bien individualisées et à une masse persistante à noyaux quiescents. De part et d'autre le protoplasme de la masse quiescente reste en contact immédiat avec la surface des cellules formées, il les enserre et joue sans doute le même rôle à leur égard. Comme différence entre ces deux modes il faut noter que le plasmodium restant des crustacés n'est que provisoirement quiescent, tandis que la cellule-reste l'est définitivement chez les insectes, du moins chez les lépidoptères.

On pourrait donner à ce mode le nom de *division par séparation*. Il se produit dans les acinis autant de séparations successives de substance qu'il y aura de métrocytes premières, devant fonctionner durant la saison.

3° *Genèse du spermatozoïde par simple différentiation.*

Nous avons vu chez les aranéides, les phalangides, les coléoptères, les orthoptères, les libellulides et les cirripèdes les spermatozoïdes se former à l'intérieur d'une métrocyte, bi- ou multinucléée, sans que celle-ci subisse au préalable le phénomène de la plasmodiérèse, FIG. **253** à **255** et **280** à **285** — **299** — **69** — **165** à **167** — **201** à **203** — **707** et **708**.

Les noyaux de ces cellules présentent les modifications qui sont habituelles dans leur espèce, et les parties du spermatozoïde qui dérivent du protoplasme (filament axial, etc.) s'y organisent comme dans les cellules spermatiques uninucléées.

Dans les cas ordinaires le protoplasme de la dernière métrocyte se divise pour engendrer de jeunes cellules spermatiques, qui se différentient ensuite chacune en un spermatozoïde. Ici au contraire il ne se segmente pas, et c'est au sein de la masse commune et indivise de la métrocyte que se forment de toutes pièces les portions protoplasmatiques de chacun des spermatozoïdes, s'attachant à chacun des noyaux.

Le phénomène de la plasmodiérèse proprement dite est donc supprimé, et le protoplasme de la métrocyte ne se trouve réparti entre les divers noyaux qu'à la suite de sa différentiation en autant de corps figurés distincts qu'il y a de noyaux.

Dans ce mode, les parties achromatiques du spermatozoïde sont formées par le cytoplasme seul, tandis que dans le cas ordinaire des cellules spermatiques uninucléées, la membrane cellulaire prend part au processus en se fusionnant avec son contenu.

A cette interprétation que nous adoptons des images semblables aux figures sus-indiquées, le lecteur pourrait nous faire l'objection suivante : est-il certain que la formation de ces sortes de cystes à spermatozoïdes ne doit pas s'expliquer par la conservation et le gonflement de la membrane de la métrocyte, à la suite d'une segmentation endogène ou d'une division simultanée? Nous nous sommes fait à nous-même cette objection au début. Mais l'existence de nombreux stades jeunes de l'évolution du noyau, dans lesquels on eût dû, si l'objection était fondée, distinguer les limites de chaque cellule spermatique à l'intérieur de l'enveloppe, est venu dissiper tous nos doutes. En effet, à aucun de ces stades, nous n'avons pu saisir la moindre trace de territoires cellulaires.

Nous avons d'ailleurs signalé, en exposant nos recherches, divers exemples montrant qu'un seul spermatozoïde s'organise parfois à l'intérieur d'une cellule uninucléée, ou cellule spermatique ordinaire, par simple différentiaton; la membrane de cette cellule reste inemployée et, à la maturité, elle contient le spermatozoïde enroulé.

Un mode semblable s'observe régulièrement chez les végétaux cryptogames, par exemple les *Chara*, etc..

Mais nous devons noter que, nulle part, chez les arthropodes, le mode de genèse des spermatozoïdes par simple différentiation interne ne paraît être la la règle générale. Au contraire, partout où nous l'avons observé, nous avons trouvé en même temps, et plus fréquemment, le mode ordinaire.

Cependant, il conviendrait peut-être de faire une exception en faveur des spermatozoïdes du *Polydesmus complanatus*. Nous nous sommes demandé en effet si les corps lenticulaires biconvexes, FIG. **763** à **768**, qui dérivent de ce que nous prenons pour la cellule spermatique, représentent bien les spermatozoïdes achevés. Ces corps se clivent très facilement en deux lentilles concavo-convexes, FIG. **767**. Or, si ce clivage survient normalement, ce sont ces deux petites cupules qui représentent les vrais spermatozoïdes. Dès lors, la suppression de la plasmodiérèse ordinaire, et même de la caryodiérèse normale, deviendrait la règle chez cet animal.

Nous sommes obligé de laisser cette question sans solution catégorique, tout en penchant vers cette dernière manière de voir.

C'est ici le lieu de placer une réflexion au sujet de la manière de voir de KÖLLIKER sur la formation du spermatozoïde. Il nous paraît évident que les observations du savant biologiste ont dû porter sur des objets semblables à ceux de nos figures **69**, **708** et surtout **68**, où l'on voit, contenus dans une membrane cellulaire, des spermatozoïdes enroulés et dont la queue n'est formée que par le seul fil axial. Ce sont là des cas de cytogénèse par simple différentiation. Mais, nous l'avons déjà fait remarquer (1), ces images sont de nature à expliquer comment KÖLLIKER a pu considérer le spermatozoïde comme un produit du noyau seul. Le fil axial pouvait passer pour un prolongement du noyau auquel il est fixé, à une époque où l'on n'avait pas encore reconnu son origine protoplasmatique. Mais, nous l'avons dit, ces cas sont exceptionnels; en règle générale la queue non seulement ne dérive pas du noyau, mais ne dérive même pas du fil axial seul; elle provient de la fusion du fil axial, du cytoplasme restant et de la membrane cellulaire à la fois, fait que DE LA VALETTE S^{t}-GEORGE n'a pas plus signalé que KÖLLIKER.

4° *Genèse particulière des cellules-spermatozoïdes des isopodes.*

Ce mode remarquable et compliqué comprend, ainsi que nous l'avons vu, les phénomènes suivants :

1° La naissance des cellules spermatique par segmentation binaire.

2° La fusion de ces jeunes cellules entre elles et avec le plasmodium pariétal.

3° La partition du plasmodium général en îlots correspondant aux faisceaux.

4° La partition de ces îlots en autant de portions qu'il contient de noyaux de cellules spermatiques, pour former les spermatozoïdes.

Ce dernier phénomène est très intéressant; c'est encore un cas de cytogénèse sans plasmodiérèse proprement dite. Toute la portion postérieure du spermatozoïde s'y forme par simple différentiation au sein du protoplasme indivis; mais sa portion antérieure, due à l'étirement d'une protubérance contenant un noyau dont le flagellum nucléinien se déroule, a plutôt une origine exogène; la membrane excessivement mince des îlots recouvre en effet cette partie. Ce caractère exogène est surtout marqué chez l'*Asellus*, FIG. **331** à **335**, **394**, **395**, **385**, **386**.

(1) Voir 2^{me} Mémoire, p. 200.

Ce mode diffère par deux particularités de la genèse par simple différentiation, ce sont : 1° la nature plasmodique de la masse de protoplasme où la hampe se différentie et, 2° le caractère exogène de la formation de la portion antérieure. C'est donc, peut-on dire, un cas de cytogénèse en partie endogène par simple différentiation, et en partie exogène (1).

Ces divers cas particuliers de cytogénèse donnent une faible idée des variations presque infinies que peuvent présenter la division et la multiplication cellulaires.

5° *Genèse anticipée de certains détails des spermatozoïdes dans les métrocytes.*

Les métrocytes du *Lithobius forficatus* nous ont fait connaître de curieux exemples de la variété que peut présenter le phénomène de la plasmodiérèse en lui-même et dans ses rapports avec la caryodiérèse Rappelons-nous en particulier ces métrocytes émettant deux ou quatre

(1) En 1884 nous avons publié la première partie de nos observations sur les édriophthalmes, en avertissant le lecteur de leur état encore rudimentaire (voir p. 140.)

En 1886, M. Terfve, docteur de l'université de Liège, présentait au concours pour les bourses de voyage, établi par l'État Belge, un mémoire sur l'*Asellus aquaticus*, objet que nous avions déjà traité dans le premier fascicule de ce livre.

Nous venons de prendre connaissance de ce mémoire, qui a été jugé digne d'être imprimé aux frais du gouvernement.

L'auteur affirme dans son introduction qu'il n'a jamais rien vu qui rappelât, ni de près ni de loin, les objets sur lesquels sont basées nos conclusions, et en outre que nous ne mentionnons aucune des images qu'il décrit.

Nous affirmons le contraire.

M. Terfve a vu et figuré plusieurs images analogues à celles que nous avions représentées.

Citons ses figures 10, 11, 12 Pl. I; 10 Pl. II; 1 Pl. III; elles correspondent toutes à notre figure 335.

De plus, ses figures 2, 3, 4 et 6 Pl. III, sont des stades correspondant à peu près à nos figure 333 et 334.

Enfin ses figures 2, 4, 5, 6, 8 et 9 Pl. II; et 7 Pl. III, qui ont rapport aux phénomènes internes du noyau, représentent le déroulement du filament nucléinien, comme le font, un peu mieux peut-être, nos figures 333 et 334. Car les figures de Mr Terfve ont été prises sur des objets mal préparés et très superficiellement étudiés.

La description qui les accompagne est aussi très incomplète et dépourvue d'interprétation cytologique. Nos figures 331 à 335 en disent plus que ce mémoire sur l'évolution des îlots du plasmodium et la formation des spermatozoïdes. Ajoutons que cette description contient des erreurs; ainsi les corps qu'il regarde comme des cellules sur sa figure 1 Pl. I, ne sont que de simples noyaux!

Mais voici qui est plus fort encore!

Le point le plus important de ce travail c'est le déroulement du filament nucléinien qui sort du noyau pour former le flagellum. Or, nous avons décrit ce phénomène en entier, en insistant sur les détails, et nous l'avons représenté dans nos figures 333 et 334 chez l'*Asellus*; 321, 322, 323 et 324 chez l'*Oniscus!* Nous y avons même décrit plusieurs variations dans la formation du flagellum.

prolongements qui, tout en s'allongeant par leur extrémité, entament progressivement par leur base le corps de la cellule et finissent par le traverser complétement. La division du protoplasme se fait alors par un mode particulier d'étranglement, et sans plaque cellulaire. Les FIG. **10** à **19** représentent différents exemples de ce mode.

Tandis que ces prolongements se développent, le noyau se divise et pour chaque prolongement il se forme un nucléole-noyau; la membrane nucléaire ne se reforme que très rarement, et dans ce cas doit se détruire, FIG. **16** et **17**.

Ces prolongements réprésentent autant de cellules-spermatozoïdes en voie de s'individualiser avant la partition de la métrocyte en cellules spermatiques. Ce n'est point tout; le protoplasme de ces prolongements

---

Enfin l'une des thèses de M. TERFVE est tout simplement tirée de notre livre; la voici en regard du texte qui lui correspond :

1884.

G. GILSON : *Étude comparée de la Spermatogénèse des Arthropodes.* La Cellule, t. 1, p. 159 et 160.

« Il résulte de nos observations que les deux « formes de spermatozoïdes signalées (par ZENKER) « chez l'*Asellus aquaticus*, ne sont que les deux « parties des vrais spermatozoïdes , savoir : les « hampes et les flagellums, c'est-à-dire les queues « et les têtes. Il est donc inexact de ranger cet « isopode parmi les animaux qui possèdent deux « sortes de spermatozoïdes; à notre connaissance « la *Paludina vivipara* est le seul animal qui « présente cette particularité. »

(Tout cela est longuement commenté aux p. 23, 159 et 160).

1885-86.

O. TERFVE : *Recherches sur la Spermatogénèse chez Asellus aquaticus*, p. 26.

« On rencontre parfois deux sortes de zoo- « spermes chez une seule et même espèce animale, « mais il n'en est pas ainsi chez l'aselle, contrai- « rement à l'affirmation de ZENKER. »

Néanmoins M. TERFVE présente toutes ces découvertes comme des fleurs de son jardin !

Il confesse, il est vrai, dans son introduction, qu'il n'a pas compris notre texte.

C'est commode !

Ce n'en est pas moins étrange, car quiconque sait ce qu'on appelle noyau, protoplasme et vert de méthyle serait à même de comprendre.

D'ailleurs nos figures, avec leur texte explicatif, jointes à celles que nous donnons des autres isopodes, font justice de cette allégation.

Nous n'avons été que trop bien compris!....

Ajoutons que notre second fascicule, publié avant le travail de M. TERFVE, met à néant les considérations que lui suggèrent toutes les coupes transversales représentées dans ses figures 1, PL. II et 8 à 18, PL. III. Il établit d'autre part que notre première description contient sans erreur tout ce que pouvait nous apprendre notre première méthode de préparation, c'est-à-dire la dissociation.

Devant ces faits nous estimons tout commentaire inutile. M. TERFVE a dû être fort mal conseillé.

subit parfois des différentations internes sans que la séparation se soit achevée. Ainsi on trouve des métrocytes encore uninucléées portant des prolongements dans lesquels le fil axial est déjà en voie de formation, FIG. **10**, **11** et **14**. Et plus tard, dans des métrocytes bi- ou quadrinucléées, nous avons constaté en outre la formation de la spirale pariétale, FIG. **15**.

Personne, pensons-nous, n'avait signalé jusqu'ici des phénomènes de différentiation anticipée au sein des métrocytes, car le travail de BIONDI (1) qui décrit des faits du même ordre chez des mammifères, est postérieur d'un an au nôtre (2).

Ces faits rappellent ceux de *la genèse par simple différentiation*; ils n'en diffèrent que par un point : le caractère exclusivement exogène de la partition de la métrocyte.

Nous n'avons pas observé ces particularités chez la *Scolopendra dalmatica*, mais nous ne prétendons nullement qu'elles ne s'y produisent jamais. PRENANT ne les a pas signalées catégoriquement dans le *Scolopendra morsitans* (3); cependant il parle, avec hésitation toutefois, de certains rudiments ressemblant au fil axial et à la spirale, qui se produisent dans les prolongements de certaines métrocytes. Nous ferons quelques remarques au sujet des passages de cet auteur qui ont trait aux particularités de la genèse anticipée dont nous parlons.

1° Tout d'abord PRENANT nous fait considérer ces phénomènes comme « l'un des modes normaux » de la production des spermatozoïdes

Notons que nous avons dit en toutes lettres que les figures auxquelles PRENANT fait allusion sont « des cas exceptionnels », p. 47, expressions que l'auteur ne semble pas avoir remarquées. Les cellules à quatre nucléoles-noyaux portant quatre prolongements, se sont surtout présentées à nos yeux, FIG **12** et **13**. PRENANT les considère comme aberrantes; il nous permettra d'être d'un avis opposé. Nos recherches sur la spermatogénèse nous ont révélé tant de variations dans tous les phénomènes que nous ne croyons plus à la fixité des détails. La cellule est soumise dans de larges limites aux influences extérieures, et la variété qui en résulte est à nos yeux normale. Elle peut être normale, tout en étant exceptionnelle, et nous ne regardons comme tératologique ou aberrant que ce qui est incapable de donner lieu au résultat régulier du processus biologique.

(1) BIONDI : *Die Entwickelung der Spermatozoïden*; Arch. f. mik Anat., Bd. XXV, H. 4, 1885.

(2) Notre premier Mémoire a paru en novembre, 1884.

(3) A. PRENANT : *Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la scolopendre, etc.*; La Cellule, t. III, 3e fascicule.

2° Ensuite l'auteur considère « comme singulier que la scolopendre » produise ses spermatozoïdes de la façon habituelle, tandis que la litho- » bie aurait une spermatogénèse, du moins le plus souvent différente. «

Les variations de la genèse de la cellule-spermatozoïde ne sont que des cas particuliers de la cytodiérèse. Mais un caractère très important, et dont PRENANT ne s'occupe pas, sépare la spermatogénèse de la lithobie de celle de la scolopendre; c'est le sort du noyau. Chez la lithobie la membrane du nucléole-noyau disparaît, les corpuscules nucléiniens se dispersent dans le cytoplasme et deviennent invisibles; tandis que dans la scolopendre la membrane ne disparaît pas et le noyau, qui est d'ailleurs un noyau ordinaire et non un nucléole-noyau, subit des modifications profondes et passe à l'état de cylindre effilé et spiralé. La spermatogénèse de la lithobie n'est donc pas souvent seulement, mais toujours notablement différente de celle de la scolopendre.

3° PRENANT fait ensuite allusion au travail de WIELOWIEJSKI et aux remarques que cet auteur émet au sujet des cellules multinucléées, remarques dont nous avons parlé plus haut, p. 20. Il s'appuie sur ces remarques pour mettre en doute l'existence des métrocytes réellement indivises et quadrinucléées. Mais ce rapprochement avec les objets étudiés par WIELOWIEJSKI tombe à faux, car ce dernier ne parle que d'une variété de cytodiérèse qui est toujours endogène, — soit la segmentation endogène de CARNOY, soit la division simultanée —, tandis que les cellules bi- et quadrinucléées du *Lithobius* subissent un mode particulier de segmentation exogène.

L'indivision primitive de ces métrocytes, dont PRENANT voudrait douter, nous la regardons comme un fait positif, indubitable, défiant toute contradiction. Les objets bien fixés et tout à fait démonstratifs qui sont représentés dans nos FIG. **12** et **13** PL. I, rendent tout doute impossible.

6° *Phénomènes particuliers qui signalent la première étape chez certains animaux.*

Sous ce titre nous plaçons quelques considérations sur les points suivants : *a)* la formation du plasmodium pariétal prolifératrice des crustacés décapodes et stomatopodes; *b)* les phénomènes de fusion plasmodique des édriophthalmes; *c)* l'apparition et la signification du noyau-satellite et de la masse plasmatique qui l'accompagne.

A. *Plasmodium proliférateur des décapodes et des stomatopodes.*

Nous avons admis, d'après l'assertion de Grobben et d'après les indications que nous avons recueillies personnellement, que ce plasmodium prend naissance par la fusion des cellules épithéliales qui tapissent les acinis testiculaires dans le jeune âge. Il représente un élément de réserve produisant des cellules prolifératrices au début de chaque saison spermatogénétique, au même titre que les amas de métrocytes quiescentes que l'on observe chez d'autres animaux; il fonctionne comme eux, mais il en diffère par l'indivision de sa masse protoplasmatique.

Cette fusion des premières générations de métrocytes en un plasmodium constitue chez ces crustacés le trait caractéristique de la première étape; celle-ci n'y possède aucun autre caractère spécial, et ne présente au surplus que les phénomènes très simples de la segmentation binaire.

Notons que le plasmodium est à l'état quiescent pendant la période de prolifération les métrocytes, qu'il enserre comme d'un manteau.

Nous avons déjà dit qu'il est en contact immédiat avec ces métrocytes, comme le protoplasme de la cellule-reste avec les cellules coloniales. On peut conclure avec vraisemblance de cette identité de rapports à l'identité de fonction de ces deux productions à noyaux quiescents. Nous reviendrons sur ce point dans nos conclusions.

B. *Fusion plasmodique des édriophthalmes.*

Le plasmodium que l'on observe chez les crustacés édriophthalmes n'a pas la même signification que celui des décapodes et des stomatopodes; il n'a nullement pour fonction de produire des cellules prolifératrices. Chez l'*Asellus* il n'apparaît qu'à la fin de la première étape.

Rappelons les données que nous avons recueillies sur cette production chez l'*Asellus*, les *Oniscus* et le *Gammarus*.

Nous avons vu chez l'*Asellus aquaticus* les grandes cellules qui tapissent la portion supérieure des cæcums se fusionner latéralement les unes avec les autres, de telle sorte que la couche épithéliale qu'elles constituaient est transformée en une couche indivise de protoplasme contenant de gros noyaux, c'est-à-dire en un plasmodium pariétal.

Presque en même temps les cellules-mères et les cellules spermatiques, qui se trouvent dans la lumière du cæcum, commencent à se fusionner entre elles et avec le plasmodium pariétal. Il en résulte que le tube, à ce mo-

ment, contient un plasmodium général, renfermant deux sortes de noyaux : les gros noyaux pariétaux et les petits noyaux spermatiques.

Bientôt cette masse plasmodique se divise, superficiellement du moins, en autant, ou presque autant d'îlots qu'il y a de noyaux pariétaux; chacun de ces îlots doit devenir un faisceau de spermatozoïdes.

Chez l'*Oniscus dilatatus* nous n'avons pas élucidé la question de l'origine du plasmodium pariétal; il est très probable qu'il est produit par la fusion des premières métrocytes embryonnaires. Il diffère de celui de l'*Asellus* par deux particularités : la forme, l'aspect et le nombre immense de ses noyaux, ensuite la permanence de son indivision (1); mais son fonctionnement est le même.

Enfin chez les *Gammarus locusta* et *pulex*, parmi les amphipodes, ce plasmodium est permanent comme chez les oniscides, mais il s'en distingue par l'aspect de ses noyaux qui sont assez semblables à ceux de l'*Asellus*. Nous avons vu que la partie postérieure des cellules spermatiques déjà étirées s'engage assez tardivement dans cette couche plasmodique.

Tous ces phénomènes de fusion, si marqués surtout chez les isopodes, sont probablement en rapport, avons-nous dit, avec la formation du filament achromatique, queue ou hampe des spermatozoïdes. Cette hypothèse est actuellement la seule qui puisse expliquer ces particularités remarquables et qui paraissent caractéristiques pour les édriophthalmes; nous avons donné la liste des espèces où nous les avons observées (2).

Mais il existe, en dehors des arthropodes, des êtres qui présentent des faits analogues, non encore élucidés et sur lesquels les résultats obtenus chez les édriophthalmes pourraient bien jeter quelque lumière. Nous nous réservons d'en traiter plus tard.

3° *L'apparition et la signification du noyau-satellite et de la masse de protoplasme qui l'accompagne.*

De nos observations et de celles de plusieurs de nos prédécesseurs, il ressort un fait qui échappe au doute : c'est que, chez certains animaux dont les spermatozoïdes se forment en faisceaux, on trouve à côté de ces éléments une certaine quantité de protoplasme ordinaire, contenant un ou plusieurs noyaux.

(1) Voir 1re Mémoire, p. 143, et 2e Mémoire, p. 109.

(2) Voir 2e Mémoire, p. 112.

Nous avons dit plus haut ce que nous savons aujourd'hui de l'origine de ces éléments satellites chez les insectes.

Leur présence à côté des spermatozoïdes était bien faite pour exciter la curiosité des naturalistes et pour exercer leur sagacité. Chacun s'est demandé quels pouvaient être le rôle et la signification de ce protoplasme et de ces noyaux.

En réponse à cette question, le professeur Sedgwick-Minot de Boston a émis une théorie ingénieuse et vraiment séduisante à l'époque où elle parut, basée sur les données récemment acquises au sujet des globules polaires et de la spermatogénèse. Il crut pouvoir considérer d'une part les noyaux satellites comme étant l'élément femelle du noyau primitif de la métrocyte qui leur donne naissance, les noyaux spermatiques en représentant l'élément mâle; et d'autre part les globules polaires comme étant l'élément mâle de l'œuf dont le noyau définitif représenterait l'élément femelle.

Selon cette interprétation des faits, tout noyau et, par suite, toute cellule est hermaphrodite.

Cette théorie du sexe des cellules, étant donnée la somme des faits que l'on possédait à cette époque, s'imposait presque à l'esprit, et n'eût été le scepticisme délibéré dont le naturaliste ne peut jamais se départir, surtout à l'égard des théories, même les mieux fondées en apparence, nous pensons qu'elle eût été universellement admise.

Mais depuis cette époque la science a progressé notablement, et de nouveaux faits sont venu démontrer que c'est avec raison que nous nous demandions, dès 1884, si les phénomènes qui nous occupent ne sont pas susceptibles d'une autre interprétation (1).

Ajoutons que le professeur Minot lui-même se s'est jamais exagéré l'importance ni la valeur de sa théorie, comme le prouvent ses propres paroles: « En terminant, dit-il, il est bon de répéter que cette conception du sexe avancée ici, n'est qu'une hypothèse que de nouvelles recherches peuvent faire rejeter » (2).

Voici quelques considérations qui, selon nous, ébranlent fortement la théorie générale de S. Minot, en ce qui concerne les cellules testiculaires, les seules dont nous ayons à nous occuper ici.

(1) Voir p. 36 du 1er Mémoire.

(2) Ch. Sedgwick-Minot : *Journal de Micrographie*, T. 5, 1881, p. 76 (février).

Nous avons établi par les recherches nouvelles exposées plus haut que dans certains cas l'élément satellite, ou femelle, doit son origine à l'un des deux premiers noyaux formés dans la métrocyte. Ce fait est favorable à la théorie de MINOT. Mais il n'en est plus de même des faits suivants :

1° L'existence du noyau femelle est loin d'être générale. Les myriapodes, les arachnides et les crustacés, au moins tous ceux que nous avons étudiés, n'en possèdent pas. Les insectes seuls, parmi les arthropodes, en sont munis. En somme les types animaux qui le possèdent sont moins nombreux que ceux qui en sont dépourvus.

2° Il est encore un autre fait qui permet de se demander si le rôle et la signification de ce prétendu noyau femelle n'est pas tout autre. C'est l'existence dans certains animaux d'un ou de plusieurs noyaux accompagnés de protoplasme, qui sont satellites des spermatozoïdes comme chez les insectes, mais qui, loin de dériver du noyau d'une métrocyte commune, n'ont qu'une parenté lointaine avec les cellules spermatiques et viennent du dehors.

Tels sont les noyaux pariétaux de l'*Asellus aquaticus*, qui, après la fusion plasmodique, se fixent aux faisceaux au point de n'en être pas séparés par la dissociation sur le porte-objets (voir nos FIG. **331** à **333**), et figurent exactement le noyau femelle des insectes.

Les noyaux plasmodiques des oniscides ne peuvent avoir une signification différente. Il en est de même de ceux des amphipodes, FIG. **413**.

Tel est encore le cas des vertébrés ; si l'on en croit certains auteurs(1), le noyau-satellite des faisceaux y aurait également une origine indépendante.

S'il en est ainsi, on doit se demander s'il est encore permis d'assigner au noyau-satellite des insectes une signification différente de celle des éléments que nous venons de citer, et qui affectent les mêmes rapports vis-à-vis des spermatozoïdes, tout en ayant une autre origine.

Pour notre part, nous pensons que le rôle des uns comme des autres est sans rapport direct avec la sexualité.

La chose n'a pas besoin de démonstration pour ce qui concerne le protoplasme et les noyaux-satellites venus de l'extérieur. Pour les autres, ceux des insectes, l'analogie nous autorise à admettre qu'ils jouent le même rôle que les premiers.

(1) Voir l'excellent résumé historique de A. PRENANT : *Etude sur la structure du tube séminifère des mammifères*. Paris, 1887. Savy.

Rappelons d'abord les colonies issues des cellules géantes de la moelle des os, et dont nous avons déjà parlé d'après le travail de J. Denys. Comme chez les insectes, la colonie toute entière est contenue dans une véritable cellule ayant sa membrane, son protoplasme et son noyau, et qui représente un reste de la cellule-mère. Il n'est pas nécessaire de faire remarquer que ce noyau et ce protoplasme restant ne représentent pas ici la partie mâle ou femelle de la cellule-mère. Ces éléments n'ont rien à voir avec la fonction de reproduction; ils doivent jouer un rôle identique à celui de la cellule-reste des insectes et, en général, de l'élément quiescent qui est satellite des faisceaux de spermatozoïdes chez beaucoup d'animaux. Quel est ce rôle?

Il nous paraît très naturel d'admettre qu'il est en rapport avec la fonction de nutrition.

En effet, tous ces éléments internes : cellules coloniales, cellules spermatiques ou jeunes métrocytes des insectes, aussi bien que les cellules de la moelle des os doivent être le siège d'une activité nutritive considérable. Or, ils ne peuvent se nourrir que par l'intermédiaire de la cellule-reste qui les contient. Celle-ci fait subir aux substances nutritives, qu'elle puise dans le milieu extérieur, des modifications qui les rendent plus facilement assimilables par les cellules internes auxquelles elles sont transmises. En d'autres termes, les cellules coloniales doivent trouver à l'intérieur de la cellule-reste des conditions de nutrition plus favorables que celles qu'elles rencontreraient dans le plasma ambiant, si elles y étaient plongées directement.

Le parasitisme intracellulaire nous fournit bien des exemples de cellules vivant dans des conditions semblables. Telles sont, parmi les coccidies, l'*Eimeria* et l'*Orthospora* qui, d'après Schneider et Balbiani, passent à l'intérieur d'une cellule épithéliale de leur hôte toute leur période d'accroissement. Quand elles cessent de croître, c'est-à-dire de se nourrir activement, elles quittent leur cellule et n'acquièrent la liberté que pour entrer dans leur période d'enkystement. Il est donc clair qu'elles trouvent dans l'intérieur de leur cellule-hôte les conditions de nutrition les plus avantageuses; leur nourriture est toute préparée. N'admet-on pas, du reste, que tout parasite trouve dans son milieu normal les conditions de nutrition les mieux adaptées à son organisation? Et si les mêmes causes produisent les mêmes effets, n'est-on pas obligé d'attribuer à la cellule-reste des insectes et de la moelle des os des vertébrés le même rôle qu'à la cellule-hôte des coccidies?

La fusion des petites cellules spermatiques des isopodes avec le volumineux plasmodium pariétal est sans doute, au point de vue physiologique, un phénomène du même ordre : isolées, elles seraient peut-être incapables d'élaborer la volumineuse hampe des spermatozoïdes. Livrées à elles-mêmes dans le plasma, elles devraient absorber, assimiler; elles devraient s'accroître énormément et se différentier en une longue tige hyaline de substance très condensée. Mais en se fusionnant avec le plasmodium elles profitent du travail d'une masse protoplasmique considérable. L'indivision momentanée n'empêche pas cette masse de fabriquer autant de filaments séparés qu'il y a de noyaux spermatiques. Les faits observés par nous chez les isopodes sont très favorables à cette interprétation. On y voit les hampes s'accroître en plein plasmodium et s'étendre en son sein fort loin de l'îlot individualisé auquel elles appartiennent, FIG. **382** à **384**, et, par conséquent, en dehors de la faible portion de protoplasme qui peut avoir été fournie par les petites cellules spermatiques.

P. HALLEZ(1) dans son récent mémoire sur le développement des dendrocœles d'eau douce, décrit un phénomène très curieux, que l'on peut rapprocher, au point de vue cyto-physiologique, de la fusion des cellules spermatiques avec le plasmodium. Nous voulons parler de la confluence des cellules vitellines avec l'œuf fécondé. La fonction de ces cellules n'est pas douteuse : elles transmettent directement à l'œuf les matériaux nutritifs élaborés par elles, et facilitent sa nutrition. Ce processus, comme celui que nous avons signalé chez les édriophthalmes, a pour effet d'unir momentanément l'activité vitale de plusieurs cellules fonctionnant dans un sens déterminé. Il va sans dire que nous n'allons pas jusqu'à identifier ces deux phénomènes, qui présentent d'ailleurs des différences notables.

Mais, pour pénétrer plus avant encore dans les arcanes de la physiologie cellulaire, recherchons à quoi sert ce prétendu noyau femelle? Que fait-il si paresseusement quiescent au sein du protoplasme de la cellule-reste ou du plasmodium? Cette question se confond avec la question du rôle général du noyau dans la cellule. Si le reste de la cellule-mère est une cellule, ce qui n'est pas douteux, et même une cellule qui a un rôle continu à jouer, il doit contenir un noyau pour la raison qui fait que la cellule en général possède un noyau. On peut être aujourd'hui assez éloigné de penser que le noyau ne joue son rôle que dans les phénomènes de la multiplication cellu-

(1) P. HALLEZ : *Embryogénie des dendrocœles d'eau douce.* Paris, 1887. Doin.

laire et de la fécondation, on peut admettre au contraire qu'il joue un rôle très important dans la fonction de nutrition, dont il constitue peut-être le centre. Parmi les faits qui plaident en faveur de cette manière de voir, il en est un dont nous avons entretenu précédemment le lecteur : c'est l'existence de noyaux volumineux chez l'*Asellus* et d'un nombre incalculable de noyaux plus petits chez l'*Oniscus dilatatus*, au sein du plasmodium pariétal, dans lequel, nous le savons, la formation des hampes nécessite un travail d'élaboration nutritive considérable.

On pourrait faire des remarques analogues au sujet de mainte autre espèce de cellules à fonctionnement actif. Citons seulement les remarquables noyaux ramifiés des glandes filières des insectes : il est frappant de constater que ces cellules qui produisent avec une rapidité prodigieuse d'énormes quantités de soie, possèdent précisément des noyaux énormes. D'autre part il est un fait qui établit une certaine relation entre la nucléine et le produit de sécrétion de ces glandes filières : c'est leur affinité pour les matières colorantes. La soie fraîchement sécrétée absorbe le vert de méthyle et surtout les carmins d'une manière aussi inteuse que la nucléine. Sans attacher trop d'importance à cette analogie de réactions, nous tenons à signaler ce fait qui, à notre connaissance n'a pas encore attiré l'attention des chimistes. Nous avons dit que le fil central des spermatophores des insectes présente la même propriété.

La relation entre la nucléine et les substances réfractaires, plastines chitines, etc., signalée par Carnoy (1), pourrait bien ne pas être dénuée de fondement.

Korschelt (2) a trouvé des faits qui le portent également à attribuer un rôle au noyau dans la production de la chitine des rayons qui hérissent l'œuf de la *Ranatra* et de la *Nepa*.

Pour clore ces remarques, disons qu'à notre avis le noyau, appelé « *noyau femelle* » d'après la théorie de S. Minot, mérite plutôt le nom de *noyau de la cellule nourricière*, *noyau du plasmodium nourricier*, ou simplement *noyau nourricier*. Toutefois, si l'on craignait d'anticiper sur nos connaissances positives, on pourrait fort bien l'appeler simplement *noyau-satellite*, terme qui ne préjuge rien sur ses fonctions.

---

(1) J. B. Carnoy : *La Cytodiérèse chez les arthropodes;* La Cellule, t. I, p. 405 et suiv.

(2) Korschelt : *Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier*; Zeitsch. f. wiss, Zool., Bd. XLV.

RÉSUMÉ.

Présentons en un tableau général l'ensemble de nos considérations sur la première étape.

L'étude de cette étape comprend quatre points bien distincts :

1° *La Caryodiérèse.*

Elle peut être :
- sténosique, de préférence dans les cellules quiescentes. — Fréquente dans le plasmodium des décapodes, des stomapodes et des édriophthalmes. Plus rare chez les insectes, les arachnides et les myriapodes.
- cinétique, — Surtout dans les éléments en prolifération active.

2° *La Plasmodiérèse.*

Par plaque, par étranglement, ou par les deux modes combinés.

3° *Rapports entre la caryodiérèse, la plasmodiérèse et la division de la membrane.*

Trois cas principaux :

1° La segmentation binaire proprement dite, ou segmentation exogène.

Elle s'observe seule chez les myriapodes, les acariens et les amphipodes.

Elle existe simultanément avec la segmentation endogène, ou la division simultanée, chez les insectes, les arachnides, les phalangides et les scorpionides.

Postérieurement à la période de la division par séparation, elle se rencontre également chez les crustacés décapodes et stomatopodes.

Il en est de même chez les isopodes avant la fusion et la genèse particulière des spermatozoïdes.

2° La segmentation endogène.

Observée chez les insectes et les arachnides.

3° La division simultanée.

Observée chez les insectes et divers arachnides.

Remarques :

1° Sur la genèse des colonies de dernière génération, et la cellule-reste.

2° Sur la cytogénèse par séparation d'avec le plasmodium : décapodes et stomatopodes.

3° Sur la cytogénèse par simple différentiation intérieure.

4° Sur la genèse particulière des cellules-spermatozoïdes des isopodes.

5° Sur la genèse anticipée de certains détails des spermatozoïdes dans les métrocytes.

6° Sur certains phénomènes particuliers et non cytogénétiques.

a) Formation du plasmodium pariétal proliférateur, par fusion de l'épithélium primitif des acinis chez les décapodes.

b) Fusion des cellules spermatiques et des dernières métrocytes avec le plasmodium résultant de la fusion des cellules pariétales en un seul plasmodium général non proliférateur : édriophthalmes, fusion précoce chez les isopodes, fusion tardive chez les amphipodes.

c) Apparition et signification du noyau-satellite ou femelle, et de la masse de protoplasme qui l'accompagne.

Le noyau de la cellule-reste provient de la métrocyte chez les insectes; il vient de l'extérieur chez les édriophthalmes.

Rien d'analogue chez les autres crustacés étudiés, pas plus que chez les arachnides et les myriapodes.

Deuxième étape.

Cette étape, avons-nous dit en commençant, comprend tous les phénomènes de différentiation cellulaire qui aboutissent à la formation du spermatozoïde mûr.

Si l'on jette un coup d'œil comparatif sur la longue série des espèces dans lesquelles nous avons étudié cette étape, on remarque tout d'abord que l'élément qui est le siège de ces phénomènes n'est pas le même partout. Parfois ils se passent au sein d'un protoplasme indivis, plasmodium ou cellule multinucléée; c'est ce que nous avons vu chez les isopodes, dans certains cas chez les insectes, les arachnides et les cirripèdes, dans lesquels la cellule-spermatozoïde peut s'individualiser par simple différentiation.

Mais ces exemples ne sont pas fréquents. Dans l'immense majorité des êtres le spermatozoïde se forme à l'aide d'une cellule uninucléée, préalablement individualisée par la plasmodiérèse ordinaire.

Aussi, dans la plupart des cas, y a-t-il lieu d'étudier avant tout les modifications de forme extérieure qui subit la cellule spermatique.

Dès lors, l'étude générale de la deuxième étape doit embrasser les points suivants :

a) Le changement de forme de la cellule spermatique.

b) Les phénomènes internes.

Ceux-ci ont pour siège, les uns le noyau, les autres la membrane.

Récapitulons l'histoire de chacun d'eux, pour autant qu'elle nous est connue dans l'embranchement des arthropodes.

I. *Changement de forme de la cellule spermatique.*

La cellule spermatique à sa naissance est ordinairement globuleuse; la spermatozoïde mûr, au contraire, revêt les formes les plus diverses. C'est assez dire que les modifications morphologiques de la cellule spermatique présentent dans la série des êtres les caractères les plus variés. Nous ne pouvons que rappeler ici les principales d'entre celles que nous avons si-signalées, ce sont :

1° L'élongation; 2° les modifications dues au développement spécial d'une vacuole; 3° la formation de prolongements protoplasmatiques; 4° la déformation simple et faible de la cellule spermatique.

1° *Élongation.*

L'élongation de la cellule spermatique est la modification la plus fréquente, car la forme filoïde du spermatozoïde est la plus commune.

Ce phénomène est le plus prononcé chez les chilopodes; c'est sur leurs énormes cellules spermatiques qu'il est le plus facile d'en étudier le mode et d'en suivre les progrès.

Nous avons vu que l'allongement est unipolaire à ses débuts, et qu'il devient en général légèrement bipolaire à la fin.

Il présente en plus petit les mêmes caractères chez les insectes, les schizopodes, les cirripèdes, les scorpions et les aranéides.

Chez les acariens il est moins prononcé; le spermatozoïde y est seulement fusiforme et non filoïde.

Enfin l'allongement existe encore mais à un degré très minime chez la *Glomeris marginata*; il y est bipolaire.

Rappelons une particularité que nous avons décrite chez certains insectes, en étudiant l'allongement des cellules spermatiques. Cet allonge-

ment, avons-nous vu, se fait le plus souvent dans la même direction pour toutes les cellules de la colonie. Mais dans certaines espèces, l'*Helops*, les méloïdes (et accidentellement chez un *Geotrupes*), on observe une orientation inverse dans la direction de l'étirement unipolaire que subissent les cellules appartenant à deux hémisphères opposés de la colonie. Les faisceaux de spermatozoïdes mûrs ont alors un amas de têtes à chacune de leurs extrémités et, dans les colonies plus jeunes, on voit les extrémités d'allongement de chacun des deux groupes s'étirer en sens inverse, et s'insinuer les unes entre les autres, FIG. **72** et **73**.

2° *Modifications dues au développement spécial d'une vacuole.*

Nous les avons signalées chez les crustacés décapodes et les iules parmi les chilognathes.

Ces modifications y sont compliquées et variées; nous y reviendrons plus loin. La formation des crochets des locustides est un phénomène analogue.

3° *Formation de prolongements protoplasmatiques.*

Des expansions de ce genre se produisent chez les crustacés décapodes où elles sont multiples et radiaires, excepté chez les carides qui n'en ont qu'un seul.

Ce phénomène peut être étudié aussi bien avec les phénomènes de la différentiation du protoplasme qu'avec la déformation de la cellule.

4° *Déformation faible.*

Elle s'observe chez les stomatopodes; la cellule spermatique de ces crustacés ne fait que se gonfler un peu en prenant une forme régulièrement sphérique.

Chez le *Polydesmus complanatus*, elle prend la forme d'une lentille biconvexe, ou peut-être concavo-convexe, FIG. **766** et **767**.

Enfin chez les phalangides la cellule spermatique s'aplatit en disque, mais il n'est pas prouvé que ce soit là sa forme définitive; peut-être devient-elle filamenteuse dans la femelle (1).

II. *Phénomènes internes.*

Ils ont pour siège les uns le protoplasme, les autres le noyau.

(1) Voir 1re Mémoire, p. 139.

1° NOYAU.

Les particularités que peuvent présenter les noyaux spermatiques sont les suivantes :

A. *La disparition totale.*

Nous ne l'avons observée que chez le *Lithobius*. Malgré toute notre attention et nos soins, nous n'avons pu réussir à déceler le noyau ni l'élément nucléinien, soit dans les cellules spermatiques avancées, soit dans les spermatozoïdes. Cependant nous sommes loin de penser que cet élément s'y détruit complétement; ce serait là un fait trop extraordinaire, et trop contraire à la conception actuellement reçue du mécanisme de la fécondation.

Nous pensons plutôt que la nucléine y est latente; soit qu'elle se dissolve ou qu'elle subisse une modification chimique, soit plutôt qu'elle se segmente en fragments très minimes, et qu'elle s'y trouve ainsi dans le même état que chez certaines cellules des algues ou des champignons, où le microscope ne parvient qu'à grande peine à la déceler, tandis que l'analyse chimique en constate de notables quantités. Nous ne désespérons pas d'arriver, par le perfectionnement des méthodes, à retrouver cet élément perdu.

B. *La conservation intégrale du noyau dans son état primitif.*

Un exemple remarquable de cette conservation nous est fourni par les gamasides. Le nucléole, qui a positivement la valeur d'un noyau ordinaire, comme le montrent sa genèse et sa structure, présente, à un moment donné, un élément nucléinien apparemment fragmenté. Les divers tronçons se voient généralement logés contre la membrane; le centre du noyau paraît vide : structure qui s'observe communément dans une foule d'espèces de cellules, et n'a rien de spécial à ces spermatozoïdes. Or cette structure du nucléole-noyau se retrouve sur le spermatozoïde mûr, jusque dans les organes femelles.

C. *La dissolution de la membrane et la dispersion de l'élément nucléinien dans le protoplasme.*

Ces particularités se constatent chez la *Glomeris marginata*. Comme nous l'avons dit, la nucléine fragmentée se retrouve jusqu'à la maturité. Le noyau se modifie cependant, à un moment donné il change de forme et

s'allonge un peu. Mais bientôt sa membrane disparaît, et les fragments nucléiniens peu chromophiles se dispersent au sein de la masse formée par le mélange du caryoplasme et du cytoplasme, FIG. **753** à **758**.

D. *Remaniement de la structure du noyau.*

C'est de loin le mode le plus fréquent de la différentiation spermatique du noyau. Les modifications qu'il comporte intéressent à la fois son contenu et sa membrane.

1° Son contenu prend généralement une apparence homogène; modification qui peut se produire de plusieurs manières différentes.

a) Par la fusion de l'élément nucléinien. Les filaments où les bâtonnets nucléiniens paraissent entrer en coalescence, et se fondre en une seule masse solide. Cette masse est toujours plus petite que la cavité nucléaire; entre elle et la membrane il existe donc un espace vide et clair. Le peu de caryoplasme que contient d'ordinaire le noyau spermatique est englobé dans la masse nucléinienne, car on en voit rarement des traces dans l'espace vide. La masse nucléinienne se colore toujours très fortement par le vert de méthyle. Ces modifications sont surtout fréquentes chez les insectes, — excepté les locustides où nous ne les avons pas observées, et les libellulides où les choses se passent autrement, comme nous le verrons bientôt, — chez plusieurs aranéides, *Tegenaria, Clubiona*, les phalangides, les scorpionides; chez les crustacés stomatopodes, schizopodes et cirripèdes, et probablement chez les polydesmides. Il se produit aussi chez l'*Asellus aquaticus*.

La masse nucléinienne se modifie ensuite, s'étire, s'aplatit ou s'arrondit de manière à revêtir la forme définitive du noyau du spermatozoïde.

b) Par dissolution de la nucléine dans le liquide nucléaire.

Dans ce cas on remarque que le noyau tout entier commence à se colorer par le vert de méthyle; cependant au début on y aperçoit encore des tronçons ou des fragments nucléiniens. Plus tard, la coloration générale que lui donne ce réactif se fonce, comme si la dissolution de la substance chromophile était poussée plus loin et, à un moment donné, les bâtonnets disparaissent et le noyau semble rempli d'un liquide chromophile homogène. Ce contenu se colore toujours moins intensément que les masses nucléiniennes dont nous avons parlé plus haut.

Ce cas s'observe çà et là chez tous les insectes; il est normal chez les locustides, chez la *Scolopendra dalmatica*, chez certains arachnides (*Tege-*

naria atrica) et chez les décapodes en général. Nous l'avons signalé aussi dans certains cas chez l'*Oniscus* et l'*Asellus*.

Parfois la substance nucléinienne paraît se condenser ultérieurement et reformer une masse solide isolée. Nous pensons que ce phénomène se produit entre autres chez la *Tegenaria atrica*; mais on conçoit qu'il est difficile d'acquérir la certitude à ce sujet, les deux modes pouvant se produire côte à côte. Néanmoins l'existence de vacuoles dans ces noyaux, fait que nous avons signalé à diverses reprises, plaide aussi en faveur de cette rétraction. Toutefois nous pensons que le plus souvent elle ne se produit pas. On voit en effet ces noyaux, apparemment homogènes et remplis, subir des changements de forme et revêtir sans rétraction interne la forme adulte. C'est ce qu'on remarque avec la plus grande facilité chez les locustides. Cependant le contenu liquide du noyau doit toujours subir une condensation pour arriver à maturité, et se réduire au volume d'ordinaire plus faible du noyau du spermatozoïde.

Il y a sans doute alors une rétraction générale, non seulement du contenu, mais encore de la membrane elle-même. Ces noyaux d'apparence homogène se comportent comme la masse nucléinienne rétractée du mode par coalescence : ils s'allongent en fuseau, puis en bâtonnet ou en filament chez les espèces à spermatozoïde filoïde. Dans la *Scolopendra dalmatica* l'évolution du noyau se complique d'un phénomène de torsion sur l'axe d'allongement. Enfin chez les crustacés décapodes il prend des formes variées : cupule, lentille, disque, fuseau, etc..

c) Par le déroulement du filament nucléinien.

Nous avons signalé ce phénomène chez la *Libellula depressa*, la *Tetragnatha extensa* et les isopodes.

Chez ces animaux l'élément nucléinien, loin de se diviser en petits fragments, comme il arrive souvent, s'organise au contraire en un seul filament qui paraît s'épaissir et se raccourcir un peu, puis se déroule, devient rectiligne et prend une apparence homogène. Rappelons cependant que la fusion et la dissolution s'observent aussi chez les isopodes, FIG. **319**.

2° La membrane du noyau se comporte de diverses manières. Tout d'abord, dans le cas de dissolution apparente de l'élément nucléinien, elle suit toutes les déformations que subit le noyau et demeure distincte pendant longtemps. Néanmoins, elle finit par n'être plus reconnaissable sur le frais; non qu'elle se résorbe, mais parce qu'elle se confond avec la masse nucléinienne condensée qui a sans doute la même réfringence qu'elle. Pour

en démontrer la persistance il faut traiter les spermatozoïdes par une solution alcaline ou par un acide fort qui enlèvent la nucléine. On peut constater alors l'existence de la membrane qui demeure à vide.

Lorsque l'élément nucléinien se fusionne, il arrive souvent que la membrane s'efface peu de temps après la coalescence des fragments; d'autres fois on voit l'espace vide se réduire puis disparaître, si bien que la membrane s'applique intimement contre la masse nucléinienne rétractée, et cesse d'être visible sur le frais comme dans le cas de dissolution.

Enfin elle s'évanouit souvent de bonne heure: cela se présente lorsque l'élément nucléinien ne se dissout ni ne se fusionne, mais se déroule en filament, ainsi que nous l'avons constaté chez la *Libellula* et la *Tegenaria*. Cependant, chez les isopodes, le déroulement se fait souvent à l'intérieur de la membrane nucléaire, qui apparaît alors sous la forme d'une vésicule piriforme d'où sort le filament chromatique.

Remarques.

1° A propos de la coalescence et de la dissolution de l'élément nucléinien dans la tête du spermatozoïde, nous nous sommes constamment servi, le lecteur l'aura remarqué, du terme « apparemment homogène. » Nous ne voulons en effet nullement prétendre que cet élément y perd sa forme figurée; celle-ci pourrait bien n'y être que dissimulée, comme dans le nucléole des œufs, à cause du gonflement ou du tassement des anses, ainsi que le croit Pfitzner.

2° Quelles que soient les particularités que présente l'évolution de son contenu et de sa membrane, le noyau subit ordinairement un changement de forme.

Il peut s'allonger; c'est le cas de tous les spermatozoïdes filiformes : insectes, aranéides, scorpionides, *Scolopendra*, *Blaniulus*, schizopodes, cirripèdes, édriophthalmes, et de plusieurs autres formes, *Pagurus callidus* et *striatus*, *Eupagurus Prideauxii*. Chez les gamasides il devient fusiforme en s'incrustant, mais le nucléole-noyau demeure intact.

Il peut s'aplatir : cela se voit chez les carides et les iules.

Il devient cupuliforme chez beaucoup de décapodes et, peut-être, chez le *Polydesmus complanatus*.

Enfin il peut prendre bien d'autres formes n'appartenant pas à ces catégories et moins caractéristiques, exemples : *Clibanarius misanthropus*, *Paguristes maculatus*, *Galathæa*.

3° Rappelons que le nucléole-noyau d'une espèce de gamaside que nous avons trouvée sur le *Necrophorus germanicus* présente la particularité remarquable de sortir à demi de la cellule, en perforant la membrane.

4° Dans son récent travail sur la blatte, DE LA VALETTE S^{t} GEORGE s'attache fort peu à l'étude des phénomènes intimes dont le contenu du noyau des cellules spermatiques devient le siège pour se transformer en tête. Il est vrai que sa méthode favorite, l'emploi du sérum iodé et additionné de violet de dahlia, rend cette étude impossible. L'emploi exclusif de cette méthode explique comment DE LA VALETTE peut affirmer que la tête qui dérive du noyau s'évanouit (1) plus tard. L'application du vert de méthyle lui eût démontré le contraire. Nous reviendrons sur ce détail dans nos conclusions.

L'usage du même réactif lui eût aussi permis de reconnaître la véritable nature de ce qu'il appelle le nucléole; ce corps est un amas formé par l'élément nucléinien fusionné souvent appliqué contre la membrane, et non un simple épaississement de celle-ci, comme il le voudrait.

2° PROTOPLASME.

La différentiation du protoplasme des éléments spermatiques est très variée. Tantôt elle est assez légère; c'est ce qu'on observe chez la *Glomeris* et les gamasides, par exemple. D'autres fois elle est au contraire très profonde; tel est le cas de la plupart des animaux. Nous allons récapituler brièvement les diverses particularités de cette différentiation, qui a été décrite longuement dans la première partie.

A. *Différentiation légère.*

Chez la *Glomeris marginata* cette différentiation est presque nulle; le protoplasme y devient seulement plus clair et plus granuleux, FIG. **758**.

On peut citer, en dehors des arthropodes, mainte espèce de nématodes dont le cytoplasme n'est nullement différentié.

B. *Disparition apparente du protoplasme.*

Certains spermatozoïdes paraissent formés par le noyau tout seul; on pourrait les croire complétement dépourvus de substance protoplasmatique. Tels sont les spermatozoïdes du *Polydesmus complanatus* et du *Phalan-*

(1) Voir plus loin.

gium observés chez le mâle. Apparence trompeuse toutefois. Colorés par le vert de méthyle appliqué sur le frais, ils montrent toujours une zone, très mince il est vrai, de substance hyaline achromatique autour du noyau coloré. Cette zone n'est pas plus épaisse qu'une membrane, mais elle représente à elle seule tout le protoplasme de la cellule spermatique; une étude suivie le démontre avec évidence et facilité, aucune partie de la cellule spermatique n'est expulsée. Si peu abondante que soit cette substance hyaline, sa présence dénote donc que le spermatozoïde est une cellule, et non un simple noyau comme l'exigerait la théorie de Kölliker. Le cytoplasme, déjà peu riche dans ces espèces, doit nécessairement se réduire à presque rien en passant à l'état de substance hyaline plus condensée.

Un phénomène semblable se passe chez les squilles. A la maturité la cellule-spermatozoïde possède une épaisse membrane qui représente à la fois la membrane cellulaire, le cytoplasme tout entier et la paroi nucléaire intimement fusionnés. Nous avons suivi la marche de ce phénomène concomittant du gonflement que subit le noyau. Du caryoplasme il persiste souvent des cordons ou des lambeaux, mais d'autres fois il disparaît aussi et le spermatozoïde semble ne contenir qu'un liquide assez réfringent et un nodule nucléinien proéminant à l'intérieur, fig. **676** à **684**.

B. *Développement spécial d'une vacuole du cytoplasme.*

La formation d'une vacuole spéciale paraît de règle chez les crustacés décapodes, excepté chez les carides.

Rappelons que cette vacuole possède, surtout lorsqu'elle est bien développée, une très mince membrane, comme beaucoup de vacuoles ordinaires d'ailleurs en possèdent (1).

Elle s'accroît apparemment sous l'influence d'une pression osmotique (2). En même temps le cytoplasme disparaît et bientôt la membrane de la vacuole et la membrane cellulaire se rencontrent et se soudent. En d'autres points la membrane vacuolaire rencontre la membrane nucléaire et s'y soude également; enfin, au pôle externe du noyau, le même phénomène se passe entre la membrane nucléaire et la membrane cellulaire : voir les figures pl. XII et XIII. Alors, tandis que la vésicule continue à se dilater,

(1) J. B. Carnoy : *Cytodiérèse chez les arthropodes*, p. 232 et suiv.; — et H. De Vries : *Plasmolitische Studien üb. d. Wand d. Vacuolen*; Pringsh. Jahrb., Bd. XVI.

(2) Voir 2e Mémoire, p. 141, *Remarques.*

ses parois deviennent en certains points le siège de nouvelles particularités : une perforation se produit à son sommet, et une petite tige se développe sur sa portion inférieure qui est adhérente au noyau. Au voisinage de cette perforation, on constate souvent un dédoublement de la paroi vacuolaire en deux feuillets; parfois le feuillet interne seul se perfore, et figure alors une coupe intérieure plus ou moins développée.

Tous ces détails varient d'une espèce à l'autre.

Des phénomènes semblables se passent chez les iules; toutefois la perforation ne s'y produit pas, FIG. **769** à **776**.

Les crochets du spermatozoïde des locustides s'élaborent par un mécanisme du même genre. Rappelons que chez ces insectes il se forme aussi une vacuole soudée au noyau. Celui-ci, après s'être allongé, s'aplatit en même temps que la vacuole, dans laquelle il envoie un prolongement médian qui la sépare en deux compartiments latéraux. Ces derniers deviennent saillants à l'extérieur et forment les crochets, pendant que leur cavité se rétrécit et finit par se réduire à une simple fente. Contrairement à ce qui se passe chez les décapodes et chez les iules, la cavité de la vacuole finit ici par s'oblitérer.

D) *Rebords circulaires des iules.*

Chaque spermatozoïde en forme de chapeau de ces chilognathes porte deux visières superposées, qui paraissent être de simples bourrelets du cytoplasme.

E) *Prolongements filamenteux.*

Ils s'observent chez les décapodes.

Les carides n'en possèdent qu'un seul; il est hyalin et rigide, c'est un véritable piquant s'élevant du centre de l'une des faces du corps qui est lenticulaire.

Les autres décapodes en possèdent deux, trois ou un plus grand nombre. Ils sont insérés sur le pourtour de la lentille ou de la cupule nucléaire, et sont parfois unis entre eux à leur base par une membrane formant collerette, comme chez l'*Astacus*. Fixés par les réactifs ils sont toujours plus ou moins festonnés et irréguliers, mais examinés sur le frais ils sont souvent rectilignes et présentent l'aspect raide et tendu des suçoirs des acinètes. GROBBEN les a bien représentés dans cet état.

Les uns comme les autres apparaissent sous la forme de protubérances émises par le cytoplasme.

F) *Queue sans fil axial.*

D'une manière générale, on appelle queue la longue portion achromatique des spermatozoïdes filamenteux. Dans certaines espèces ce n'est qu'un simple prolongement de la cellule qui s'étire toute entière. La membrane de la cellule concourt alors toujours à sa formation, mais elle cesse d'être visible à la fin du phénomène. Ce sort de la membrane est en général passé sous silence par les auteurs.

Nous avons noté ce mode particulier chez la *Libellula depressa*, où la queue est très courte, et chez le *Gammarus locusta*, FIG. **200** à **211**; **339** à **356**.

G. *Segment procéphalique.*

Beaucoup de spermatozoïdes filamenteux portent deux segments achromatiques; le plus long est la queue, l'autre est le segment antérieur ou procéphalique. Plusieurs auteurs ont vu ce segment et l'ont désigné sous le nom de « Kopfkappe », à la suite, pensons-nous, de SCHWEIGGER-SEIDEL.

Les crochets du spermatozoïde des locustes sont une variété de segment céphalique, mais leur formation est toute particulière; c'est pourquoi nous l'avons étudiée à part.

Le segment procéphalique proprement dit se forme de la même manière que la queue sans fil axial de la *Libellula depressa* : il est un simple prolongement du cytoplasme, doublé de la mince membrane cellulaire; il devient plus tard hyalin et homogène comme la queue elle-même. Ce prolongement antérieur dénote toujours le caractère bipolaire de l'étirement de la cellule spermatique. La queue se forme au pôle du plus grand allongement, et le segment procéphalique au pôle de moindre allongement ou d'allongement tardif.

Ce segment est assez commun chez les insectes, c'est peut-être chez les lépidoptères qu'il est le plus constant. Il est très long chez certains hémiptères, tels que la *Velia currens*, etc.; il est au contraire très court chez la *Libellula depressa* et le *Geotrupes*.

Chez l'*Asellus aquaticus* il est très développé, en forme de fuseau renflé, et s'incruste d'une substance albuminoïde très réfringente, FIG. **335**, **394**, **395**. Rappelons qu'il comprend à la fois les restes de la protubérance de l'îlot qui contient le noyau et les restes de la membrane nucléaire et du caryoplasme, abandonnés par le fil déroulé.

H) *Fil axial ou hampe.*

Cette production du cytoplasme existe dans la plupart des spermatozoïdes filamenteux.

C'est chez les chilopodes et les isopodes qu'il est le plus développé.

Dans tous les cas de genèse du spermatozoïde filamenteux par simple différentiation, il constitue à lui seul la queue; la membrane cellulaire dans ce cas ne contribue pas à la formation de cet appendice.

D'une manière générale on peut affirmer qu'il dérive du cytoplasme. Il s'y développe comme bien d'autres corps figurés; néanmoins sa formation présente des particularités intéressantes.

Rappelons tout d'abord le phénomène remarquable qui appartient à la fin de la première étape, et que nous croyons être en rapport avec le développement du fil axial chez les édriophthalmes : la fusion plus ou moins profonde de la cellule spermatique avec un plasmodium pariétal. Les animaux chez lesquels il se produit possèdent tous de très petites cellules spermatiques; leurs spermatozoïdes adultes, au contraire, sont de très grande taille et munis d'un segment caudal très développé. Ce fait nous a permis plus haut d'expliquer la raison d'être de cette fusion. Mais comment le fil axial se forme-t-il au sein du cytoplasme ou du plasmodium?

C'est dans les cellules spermatiques de grande taille qu'on en observe le plus facilement la genèse, celles des chilopodes, par exemple.

Rappelons qu'il y fait son apparition sous la forme de nombreux tronçons très courts et séparés au début, qui vont parfois s'effilochant à leurs extrémités et se perdant au sein du réticulum plasmatique. Les corps que Prenant(1) décrit dans les cellules spermatiques de la *Scolopendra morsitans* ne nous paraissent être que ces tronçons à leurs débuts, un peu plus jeunes peut-être que ceux que nous avons représentés sur notre Pl. I. Leur présence dans les métrocytes de cette scolopendre ne nous étonne pas, car nous avons observé divers cas de différentiation interne débutant avant la plasmodiérèse qui donne naissance à la cellule spermatique, les fig. **10**, **11**, **13**, **14**, **15**, en représentent des cas intéressants chez le *Lithobius*.

Le fil axial s'accroît parfois beaucoup plus vite que la cellule ne s'allonge; aussi l'y voit-on s'enrouler et se pelotonner, comme cela arrive souvent chez la *Scolopendra dalmatica*, et surtout chez certains insectes. fig. **68**, **69**, **157**, **158**, **837** et **838**.

(1) A. Prenant : L. c..

Intrigué par la persistance que met DE LA VALETTE St-GEORGE à parler d'un corps figuré particulier et autonome, existant à côté du noyau, son « Nebenkern », et surtout à introduire la production et l'évolution de ce corps dans son énoncé de la loi générale de la spermatogénèse (1), nous avons entrepris quelques recherches nouvelles sur la formation du fil axial chez les insectes, dans le but de nous éclairer sur cette question; voici à quels résultats nous sommes arrivé.

Chez les insectes, le processus de la formation du fil axial est essentiellement le même que chez les chilopodes. Mais chez certains d'entre eux ce fil est, à son origine, plus pelotonné encore que chez la *Scolopendra dalmatica*, et alors sa formation présente des aspects particuliers auxquels se rapportent les figures de DE LA VALETTE St-GEORGE.

On remarque souvent chez ces espèces une vacuole située dans le cytoplasme à côté du noyau, et dont le contenu possède généralement la réfringence des liquides moyennement riches en substances albuminoïdes. Ce contenu présente une grande affinité pour certaines matières colorantes, notamment pour le violet de dahlia, ainsi que DE LA VALETTE St-GEORGE l'a indiqué avec raison.

Fait-on agir sur cette vacuole un agent fixateur gazeux, on voit aussitôt son contenu se coaguler et se contracter; mais cette contraction ne se fait pas régulièrement et ne donne pas un coagulum sphéroïdal; celui-ci est au contraire souvent très chiffonné. Les FIG. **831**, **843** et **850** d'une part, les FIG. **840**, **844** et **851** d'autre part représentent chez l'*Helops caraboïdes*, le *Necrophorus variegatus* et la *Locusta viridissima* ces deux états de la vacuole.

Pendant longtemps on n'observe aucun changement dans l'aspect de la vacuole examinée sur le vivant, dans le plasma spermatique pur, ou légèrement étendu d'un peu de sang de l'animal.

Mais à un moment donné si, au lieu d'examiner l'objet vivant, on y applique l'acide osmique en vapeur dense, ou l'anhydride sulfureux mélangé à la vapeur d'alcool, on voit bientôt apparaître dans cette même vacuole, qui semblait homogène, un filament enroulé en un peloton plus ou moins serré suivant sa longueur. Ce filament est nettement marqué sur nos FIG. **832**, **845** à **847**.

Il représente uniquement le fil axial qui se développe ici avant que la cellule ne s'étire. Il finit par sortir de sa vacuole en se détendant et s'al-

(1) DE LA VALETTE St-GEORGE : Arch. f. mikr. Anat., 1886.

longeant ensuite dans l'axe du prolongement qui se forme à l'un des pôles de la cellule. On trouve souvent ce fil pelotonné sur lui-même à l'intérieur de la cellule, soit irrégulièrement, FIG. **834**, **835** et **848**, soit plus régulièrement en prenant la forme d'un ressort, FIG. **837** et **838**. Dès ce moment, la vacuole cesse d'être nettement limitée; elle apparaît alors comme un espace clair et irrégulier au sein du cytoplasme.

Cette vacuole est le »Nebenkern» de DE LA VALETTE S^t^ GEORGE.

Ainsi donc pour nous le » Nebenkern « est une vacuole à contenu assez dense, mais toujours liquide, se développant autour du premier rudiment du fil axial qui apparaît dans le cytoplasme, ici comme partout ailleurs. L'aspect irrégulier du coagulum qu'on y produit en commençant est dû à l'existence d'un tronçon de fil, déjà plus ou moins bien organisé. Cette vacuole unique peut être rapprochée des vacuoles multiples qui se forment sur le trajet du fil axial en voie d'élaboration chez la lithobie et la scolopendre. La densité de son contenu au début n'est pas un fait étonnant: il s'y produit sans doute une accumulation de substances nutritives qui sont utilisées dans le travail de la formation du filament; c'est cette densité même qui empêche, pendant assez longtemps, d'apercevoir le filament sur le frais.

Cette description n'est pas en accord parfait avec celle que donne DE LA VALETTE, à propos du *Phratora vitellinæ* (1). Ses figures cependant donnent des indices d'un filament enroulé dans le Nebenkern; mais la manière dont il explique dans son texte la formation de la queue est toute différente de la nôtre.

Pour DE LA VALETTE, la queue du spermatozoïde naît toujours, en partie du moins, d'un corps solide particulier, du »Nebenkern»; elle se déroule et sort de la cellule, comme on peut le voir sur ses FIG. 28, 29 et 30, PL. III.

Pour nous, la queue est formée par la fusion de deux ou de trois parties : les restes du cytoplasme et ceux de la membrane cellulaire étirée, à eux seuls dans certains cas *(Libellula)*, ou, le plus souvent, avec l'aide d'une troisième partie, le fil axial. C'est seulement dans le cas de genèse pas simple différentiation que le fil axial constitue la queue à lui seul. La formation de ce fil présente, chez certains insectes, un détail particulier : une vacuole se forme autour de son premier rudiment et disparaît plus tard. Cette vacuole n'est donc pour nous qu'un détail de la formation du fil axial; détail spécial à certains insectes et qui, par conséquent, n'a rien d'essentiel et ne mérite pas un nom particulier.

(1) DE LA VALETTE S^t^ GEORGE : Archiv f. mik. Anat., Bd. XXVIII. Vierte Mittheilung.

Ce détail est très remarquable chez plusieurs espèces, entre autres chez la blatte où DE LA VALETTE a surtout étudié le Nebenkern. Mais dans cette espèce, comme aussi chez les locustes, le phénomène se complique; en effet, à un moment donné, et dans certaines cellules spermatiques seulement, pensons-nous, on aperçoit deux vacuoles au lieu d'une seule, comme si la première s'était divisée, FIG. **850**. Toutes les deux contiennent un fil pelotonné, FIG. **852**. Plus tard ces deux fils se déroulent séparément, en même temps que leurs vacuoles, qui persistent quelque temps, s'allongent un peu, FIG. **853**. Nous ne sommes pas arrivé à élucider d'une manière complète ces derniers détails; nous ne saurions décider si les deux fils constituent deux filaments axiaux destinés à se réunir dans la queue, ou s'ils sont en continuité l'un avec l'autre. La FIG. **839** justifierait peut-être cette dernière hypothèse. On y voit deux vacuoles semblables au Nebenkern, situées l'une derrière l'autre sur un même fil axial. Mais nous n'avons observé cette disposition qu'une seule fois, ce qui est insuffisant pour faire rejeter entièrement l'autre hypothèse.

Quoi qu'il en soit de cette nouvelle complication, nous ne saurions nous rallier à la description de notre savant collègue de Bonn, sur deux points surtout, à savoir : la structure des prétendus « Nebenkern » et leur développement.

Pour DE LA VALETTE, le Nebenkern de la blatte est toujours un corps solide, homogène; une seule fois il en a représenté un portant l'indice d'un fil enroulé, FIG. 74, — et il n'insiste pas sur ce fait qui est fondamental cependant et absolument certain.

Pour nous, ce n'est qu'une vacuole; aussi bien chez la blatte que chez le *Phratora*. De plus, l'évolution du Nebenkern ne consiste pas pour lui dans le déroulement d'un fil pelotonné, mais, comme le prouvent ses FIG. 78, 79 et 80, dans une élongation, dans un étirement de ces corps solides en un fuseau qui passe ensuite à l'état de filament. Les corpuscules ovoïdes de ses figures représentent des vacuoles; nous avons pu nous en assurer. Elles sont toujours à ce stade traversées par le fil axial à demi déroulé, FIG. **853**. Pas plus que dans nos premières recherches, nous n'avons pu découvrir des corps solides qui s'allongeraient pour former la queue.

Nous ferons ici une remarque au sujet de la manière de voir que PRENANT (1) nous attribue sur les Nebenkern. D'après lui, nous aurions dit

(1) PRENANT : *Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la scolopendre et de la lithobie*; La Cellule, t. III, 3e fascicule, p. 420.

que les Nebenkern sont des enclaves albuminoïdes. Cela n'est pas exact. Nous nous sommes demandé quels pouvaient bien être ces corps solides qui en s'allongeant deviennent, d'après Butschli et de la Valette, la queue du spermatozoïde, et nous avons émis plusieurs hypothèses pour expliquer les descriptions de ces auteurs. Voici nos paroles : « une enclave albuminoïde, « une petite vacuole, une ou deux anses du filament axial naissant, un frag- « ment d'élément nucléinien faisant hernie hors du noyau, etc., pourraient « alors figurer tous ces stades. » Aujourd'hui nous savons que la présence d'une vacuole contenant le premier rudiment du fil axial fournit l'explication de l'énigme.

Tous ces points sont du reste d'une étude fort délicate; bien que nous ne puissions en expliquer toutes les particularités, nous pouvons cependant répéter qu'il n'y a que des variétés dans le détail de la formation de ce même fil axial qui, ailleurs, s'organise sans vacuole.

Nous savons bien que Platner(1) fait dériver directement le Nebenkern d'un reste du fuseau caryocinétique, et que de la Valette professe à peu près la même manière de voir. Mais nous devons relater fidèlement ce que nous avons vu. Or nous avons vu que le prétendu Nebenkern est au début une vacuole, une simple gouttelette, assez concentrée peut-être, mais toujours liquide, enclavée dans le cytoplasme, et non une production solide, un corps figuré qui serait, comme le veut Platner, un reste du fuseau de caryocinèse, ou bien un amas de corpuscules dérivant aussi de ce fuseau, comme de la Valette est porté à l'admettre.

D'ailleurs il nous paraît bien établi que, dans d'autres cellules, les métrocytes testiculaires par exemple, le fuseau retourne au cytoplasme sans laisser de traces visibles, qui pourraient donner directement naissance à des vacuoles ou à des corpuscules solides. Cela ressort surtout de l'étude que Carnoy (2) à faite de cette question chez mainte espèce d'arthropodes. Ce serait donc une particularité tout à fait spéciale à la cellule spermatique que celle de former de semblables corps figurés.

De plus les figures des auteurs précités nous paraissent copiées sur des préparations altérées. Les détails dont nous parlons doivent être étudiés sur des cellules fraîchement fixées par un gaz, et colorées par le vert de méthyle délicatement appliqué.

---

(1) Platner : *Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten.* Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVI.

(2) Carnoy : *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*; La Cellule, t. I, p. 352 et 386.

Ajoutons qus les observations de PRENANT (1) ne sont nullement favorable à la manière de voir de PLATNER.

Quant au mécanisme intime de la formation du fil axial au sein du cytoplasme, nous l'avons décrit en étudiant le *Lithobius*. « Au moment « où le protoplasme va organiser ce filament, disions-nous, on voit « certaines trabécules du réseau plastinien s'orienter longitudinalement « et s'accoler de manière à former un tractus qui s'allonge et s'épaissit « de plus en plus. Une fois achevé, le corps filamenteux qui en résulte « paraît formé d'une substance homogène. Il faut donc admettre ou bien « que les mailles qui s'unissent pour le constituer, comme on le voit par « exemple dans la FIG. **11**, se fusionnent intimement, ou bien que l'en- « chylème interposé se transforme en une substance hyaline qui enrobe le « squelette réticulé. » Nous sommes aujourd'hui plus porté à admettre l'existence de ce dernier phénomène; les cytomicrosomes dont parlent DE LA VALETTE, LEYDIG et PRENANT nous paraissent être de petits empâtements d'une substance visqueuse qui se dépose dans les mailles en train de s'unir. Les réactifs fixateurs les coagulent, comme ils coagulent le contenu de la vacuole unique de certains insectes. La substance coagulable que renferme cette vacuole joue sans doute, chez ces êtres, le même rôle vis-à-vis des premiers rudiments du fil axial, qui y sont enrobés et qui l'absorbent peu à peu.

Dans la conclusion de son dernier travail sur la blatte, DE LA VALETTE distingue dans le filament du spermatozoïde de cet insecte deux parties : la queue et le « Zwischenstück. » Cette dernière portion seule dériverait du Nebenkern; pour le reste de la queue, il se contente de dire qu'il dérive du cytoplasme.

Le lecteur sait que nous ne partageons pas cet avis. Pour nous, la queue commence au noyau ou tête, et la distinction entre un « Zwischenstück » et un « Faden », ou queue proprement dite, est artificielle et oiseuse. Répétons-le, d'après nos observations la queue dérive, sur toute sa longueur, de trois parties fusionnées : les restes du cytoplasme, la membrane cellulaire et le fil axial qui est lui-même un dérivé du cytoplasme.

Il ne paraîtra pas inutile de faire encore une remarque au sujet du développement des crochets des locustides. Nous savons qu'ils résultent des

(1) PRENANT : *Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la scolopendre et de la lithobie;* La Cellule, t. III, 3e fascicule.

transformations particulières que subit une vacuole spéciale, apparaissant dans le cytoplasme à côté du noyau. Cette vacuole ne doit pas être confondue avec celle qui enveloppe les premiers rudiments du fil axial, et dont nous venons de parler; car ces deux productions peuvent coexister, ainsi que le montrent nos FIG. **846** à **853**. Nous pensons que DE LA VALETTE n'a remarqué ni cette coexistence, ni les métamorphoses que subit l'une de ces vacuoles pour former les crochets, particularités que VON SIEBOLD et BÜTSCHLI avaient déjà entrevues.

Ces divergences entre la manière de voir du savant de Bonn et la nôtre, s'expliquent surtout par la différence des méthodes employées par chacun de nous. La méthode préférée de DE LA VALETTE, l'emploi du sérum iodé au violet de dahlia, a pour effet de colorer et de mettre fortement en évidence un détail, la vacuole qui entoure le premier rudiment du fil axial ou le »Nebenkern«; mais elle ne permet pas de lire dans le contenu de cette vacuole, pas plus que dans la structure de la cellule ou celle du noyau.

DE LA VALETTE nous dit que l'acide acétique transforme le Nebenkern en une vacuole; en réalité ce réactif ne fait que démontrer la véritable nature de ce corps, mais il a le défaut de faire disparaître les rudiments, encore mal affermis, du fil axial, que les agents fixateurs gazeux y mettent au contraire en évidence.

Nous n'avons jamais nié l'utilité éventuelle de l'examen sur le vivant, que nous avons constamment pratiqué nous-même; mais l'application d'un agent fixateur gazeux est d'absolue nécessité en cytologie, sous peine de n'obtenir jamais que des images confuses et indéterminées. Disons plus, l'usage d'un réactif quelconque, faisant varier l'indice de réfraction des plasmas, est souvent préférable à la seule inspection sur le vivant, quand même il altèrerait la cellule; car il aurait du moins l'avantage de faire apparaître certains corps plongés dans des milieux doués d'une réfringence égale à la leur, ou à peu près, et par suite invisibles sur le frais : témoin le fil axial qui, dérobé dans les vacuoles, apparaît sous l'influence de tous les agents coagulants.

La cytologie n'existerait pas encore si les observateurs s'étaient bornés à l'étude des objets non fixés, méthode qui cependant fournit des moyens de contrôle qui ne peuvent être négligés.

I. *Détails particuliers de la couche extérieure du cytoplasme.*

Nous entendons par là des productions solides qui apparaissent dans le cytoplasme, au voisinage immédiat de la membrane cellulaire, c'est-à-dire dans la zone périphérique qui habituellement se distingue nettement de la masse interne.

Les détails de cette catégorie que nous avons signalés sont la spirale du *Lithobius forficatus* et de la *Scolopendra dalmatica*, ainsi que les lignes longitudinales ou transversales des gamasides. Prenant a décrit aussi la spirale chez la *Scolopendra morsitans*, mais avec peu de détails et sans s'expliquer sur le lieu ni sur le mode précis de sa formation.

RÉSUMÉ.

I. *Changement de forme de la cellule spermatique.*

1° Élongation plus ou moins prononcée : chilopodes, schizopodes, cirripèdes, insectes, scorpionides, aranéides, acariens, *Glomeris*.

2° Modifications dues au développement spécial d'une vacuole : décapodes, locustides.

3° Formation de prolongements protoplasmatiques radiaires, multiples ou simples : décapodes.

4° Déformation simple et faible : stomatopodes, *Polydesmus*, phalangides.

II. *Phénomènes internes.*

Noyau.

A. Disparition totale, *Lithobius*.

B. Conservation intégrale, gamasides.

C. Dissolution de la membrane et dispersion de l'élément nucléinien dans le protoplasme : *Glomeris marginata*.

D. Remaniement plus ou moins complet.

1° Le contenu prend une apparence

homogène :
- *a*) Par fusion : insectes, aranéides, édriophthalmes, stomatopodes, schizopodes, cirripèdes.
- *b*) Par dissolution, çà et là chez les insectes, locustides, *Scolopendra*, *Tegenaria*.
- *c*) Par déroulement : *Libellula depressa*, *Tetragnatha extensa*, isopodes.

(2°) La membrane nucléaire se détruit, ou s'applique sur le contenu.

Remarques.

1° Le noyau change habituellement de forme, excepté chez le *Gamasus*.

2° Chez le *Gamasus* du *Necrophorus germanica*, le noyau sort à demi de sa cellule.

Protoplasme.

A. Différentiation légère : *Glomeris*.

B. Disparition apparente du cytoplasme : *Polydesmus*, phalangides, squilles.

C. Développement spécial d'une vacuole : décapodes, locustides.

D. Rebords circulaires des iules.

E. Prolongements filamenteux : décapodes.

F. Queue sans fil axial : *Libellula depressa*, *Gammarus*.

G. Segment procéphalique : insectes, *Asellus*.

H. Fil axial ou hampe : chilopodes, insectes, isopodes, aranéides.

I. Détails particuliers de la couche extérieure du cytoplasme.

Troisième étape.

La constitution du spermatozoïde et l'état dans lequel il se trouve à la maturité sont les deux points principaux que comporte l'étude de la troisième étape.

A. *Constitution des spermatozoïdes.*

Rappelons brièvement les principales particularités que peut présenter la cellule-spermatozoïde dans sa forme, dans la structure de son noyau et de son protoplasme.

1° *Forme extérieure.*

Elle est très variable; nous avons signalé les variétés filamenteuse, lenticulaire, discoïde, cupuliforme et quelques autres.

2° *Noyau.*

Il revêt aussi les formes les plus diverses; les principales sont : la forme filamenteuse ou bacillaire, la forme de fuseau, de cône droit ou tordu en spirale, de cupule, de disque ou de lentille, de globule régulier ou irrégulier, etc..

Quant à sa structure interne elle n'est pas moins variable.

Parfois elle est celle de beaucoup de noyaux ordinaires : l'élément nucléinien y est visible sous sa forme filamenteuse (gamasides).

Le plus souvent elle est apparemment homogène.

Notons encore que le noyau peut aussi ne plus exister comme corps autonome (*Lithobius*, *Glomeris*); dans ce cas l'élément nucléinien se trouve dispersé dans le protoplasme. Chez le *Lithobius* le noyau est aussi latent que l'est le protoplasme chez le *Polydesmus*.

3° *Protoplasme.*

Il se présente dans un état variable de différentiation, comme nous l'avons vu. En dehors des arthropodes nous connaissons des spermatozoïdes dont le protoplasme n'a subi aucune différentiation, ceux de certaines espèces de nématodes, par exemple. Dans l'embranchement qui nous occupe, les spermatozoïdes des *Glomeris* sont à peu près dans le même cas : leur protoplasme est seulement un peu plus clair que celui des cellules jeunes; de plus il loge les fragments nucléiniens et correspond au cytoplasme et au caryoplasme fusionnés.

Ceux des gamasides présentent encore une masse centrale de protoplasme très légèrement différentié, mais la couche périphérique possède des détails bien caractéristiques, FIG. **813** à **830.**

Partout ailleurs, chez les arthropodes, les portions qui dérivent du protoplasme constituent des corps figurés bien déterminés dans leur forme.

Ce sont, comme le montrent nos planches, des filaments, des bâtonnets, des cupules, des vésicules, perforées ou non, des tigelles, des rebords, ou de simples enveloppes solides.

Tous ces corps sont hyalins et transparents comme du verre; ils se composent d'une substance très réfractaire aux réactifs, plastine ou chitine, qui représente un état de condensation et de différentiation profondes du protoplasme.

Remarques.

Nous avons fait observer déjà que, dans beaucoup de spermatozoïdes, le protoplasme et le noyau subissent en se différentiant une réduction de volume très notable. Ce phénomène, pour être fréquent, n'est cependant pas d'une constance absolue. C'est ainsi que les spermatozoïdes des *Glomeris* et des *Gamasus* paraissent plutôt gagner en volume et en masse en s'achevant. De même chez les isopodes et les amphipodes la hampe ou la queue

représente un volume bien plus considérable que celui de la petite cellule spermatique avant sa fusion avec le plasmodium.

Quant au noyau, chez les gamasides le nucléole-noyau demeure tel qu'il était dans la cellule jeune; mais partout ailleurs il paraît se réduire très notablement, même dans les cas de dissolution apparente de l'élément nucléinien, ainsi qu'on l'a dit plus haut.

C. *État des spermatozoïdes mûrs.*

Les uns nagent librement dans le plasma spermatique; les autres sont réunis en amas, consolidés par une production spéciale, qu'on appelle spermatophores.

1° *Spermatozoïdes libres.*

Quand la première étape toute entière ne comprend que des phénoménes de segmentation binaire, les cellules spermatiques, et par suite les spermatozoïdes, se trouvent en liberté aussitôt qu'ils sont individualisés.

Chez certains animaux : les schizopodes, les décapodes, les géophiles, les scolopendrides, certains chilognathes (1), ils se réunissent plus tard en spermatophores; tandis que chez d'autres ils restent libres définitivement : témoins les stomapodes, les carides, certains myriapodes et les acariens.

Mais quand la première étape comprend des phénomènes de genèse endogénique : segmentation endogène ou division simultanée, ou bien des phénomènes de fusion plasmodique, les spermatozoïdes pour acquérir la liberté ont à rompre certains liens qui les maintiennent réunis pendant la période de leur formation. Chez les insectes, comme nous l'avons vu, la cellule nourricière, reste de la métrocyte, comprenant la membrane coloniale, le noyau ou les noyaux satellites et le protoplasme qui les accompagne, se résorbent et les spermatozoïdes se trouvent ainsi mis en liberté tout naturellement.

Chez d'autres insectes, l'hydrophile par exemple, le faisceau appartenant à une colonie paraît plutôt se séparer violemment des restes de la cellule-nourricière.

Un phénomène semblable d'avulsion doit se passer chez les isopodes et le *Gammarus*, pour les isoler du plasmodium pariétal où leurs queues sont engagées.

(1) Voir Fabre : Ann. d. sc. nat., 4e série, t III, 1855.

Chez les aranéides et les phalangides, c'est aussi un phénomène de résorption, la résorption de la membrane coloniale seule, sans cellule-reste, qui met les spermatozoïdes en liberté.

2° *Spermatophores.*

Nous avons rencontré chez les arthropodes des formes très diverses de spermatophores : les spermatophores en bouquet, les spermatophores filamenteux, avec ou sans axe de soie, enfin les spermatophores capsulaires.

En se basant sur leur origine on peut les diviser en deux groupes : les spermatophores primaires, et les spermatophores secondaires.

Les primaires sont ceux qui représentent des groupements naturels consolidés : soit des colonies endogéniques, soit des colonies de fusion telles que les îlots plasmodiques des isopodes.

Les secondaires résultent de la réunion tardive de spermatozoïdes originairement libres, ou du moins déjà mis en liberté.

Spermatophores primaires.

Ils comprennent les spermatophores en bouquet, certains spermatophores filamenteux et certaines capsules.

Les premiers s'observent chez les les coléoptères et chez certains ichneumonides; les seconds, chez plusieurs coléoptères et chez les locustides; les troisièmes, chez les scorpions.

Les bouquets des *Carabus auratus*, *auronitens* et *purpurascens*, du *Procrustes coriaceus*, du *Calosoma inquisitor*, celui de l'*Amblyteles oratorius*, ne sont que des colonies consolidées. La partie solide qui en maintient les éléments paraît être organisée aux dépens de la cellule-reste. On dirait que le protoplasme de cette cellule, au lieu de se résorber, comme chez les autres espèces, se différentie et passe à l'état de substance réfractaire, phénomène qui constituerait la dernière manifestation de sa vie.

Chez l'*Helops*, une tige de substance analogue à la soie s'organise au sein du faisceau. Il est probable que le protoplasme de la cellule-reste joue aussi un rôle dans sa production. Cependant il n'est pas impossible que cette soie se fabrique de toute pièce, dans la lumière du tube qui contient les éléments spermatiques, sous l'influence des cellules qui le tapissent, et s'accumule de préférence au centre des faisceaux.

Les spermatophores filamenteux des locustides n'ont pas de pièce axiale autonome. Les spermatozoïdes d'un faisceau s'unissent par leurs

crochets et par l'extrémité antérieure de leur tête; leurs filaments restent libres et flottants, tandis que leurs portions antérieures soudées constituent une tige solide. La cause des mouvements si précis que nécessite l'union si singulière de ces spermatozoïdes nous échappe, aussi bien que le mécanisme de cette union (1).

Spermatophores secondaires.

Appartiennent à cette catégorie les spermatophores filamenteux des carabiques, le peloton des géophiles, les capsules des scolopendrides et celles des décapodes, ainsi que le spermatophore capsulaire du grillon.

Les filaments des féronides, parmi les carabiques, sont, avons-nous vu, le produit de la fixation d'un certain nombre de spermatozoïdes sur un axe de soie formé dans des diverticules glandulaires, et qui probablement s'accroit encore après être descendu dans l'axe du tube.

Le peloton des géophiles est formé par l'union secondaire d'un certain nombre de spermatozoïdes qui s'enroulent comme une bobine de fil. Le pelotton présente un vide en son centre; il est entouré après sa formation par une substance albuminoïde qui se solidifie et lui constitue une épaisse enveloppe.

Le capsule de la *Scolopendra dalmatica* doit se former de la même manière; mais ici la substance agglutinante subit une différentiation bien plus compliquée; elle forme une membrane épaisse et d'une texture qui reproduit en grand celle des membranes ovulaires les plus caractéristiques des vertébrés.

La capsule du *Gryllus* est une formation de même nature; sa membrane est aussi le produit de la solidification d'une substance sécrétée par des cellules glandulaires.

Enfin les spermatophores capsulaires des décapodes sont les plus remarquables que nous connaissions et, parmi eux, ceux des macroures sont les plus compliqués.

Leur enveloppe se forme dans le canal déférent aux dépens d'un produit excrété par les cellules épithéliales à demi-fusionnées. Elle revêt à ses débuts la forme d'un cylindre, qui se segmente ensuite en capsules distinctes.

Ce n'est point tout; dans le même produit d'excrétion il se différentie, chez les pagurides, une tige dont l'extrémité supérieure pénètre plus ou moins dans l'intérieur de la capsule qu'elle supporte, et dont l'extrémité opposée est soutenue par une plaque basale.

(1) Voir 1re Mémoire, p. 118 et suivantes.

Phénomène remarquable! il arrive que les spermatophores s'organisent même en l'absence de spermatozoïdes, et demeurent vides, FIG. **745.**

Chez les brachyures la capsule est dépourvue de pied.

Remarques.

Les spermatophores, comme les spermatozoïdes libres, sont toujours charriés par un plasma de consistance variable, excepté chez le grillon, où l'expulsion du spermatophore est une espèce de phénomène obstétrical suivant l'expression de FABRE.

Ce plasma est parfois très épais, presque solide; chez maint insecte et chez les squilles il est très élastique.

Chez les pagurides on y distingue, au moins après fixation, une structure réticulée assez régulière entre les capsules.

RÉSUMÉ.

A. *Constitution du spermatozoïde.*

1° *Forme variable.*

2° *Noyau.*

Forme variable.

Structure : { inaltérée; / d'apparence homogène; / en fragments dispersés dans le cytoplasme.

3° *Protoplasme.*

Différentiation plus ou moins profonde, et très variable.

Remarque : Volume du noyau et du protoplasme ordinairement diminué; parfois augmenté.

B. *État des spermatozoïdes.*

1° *Spermatozoïdes libres.*

2° *Spermatophores.*

Primaires : { bouquets; / filaments; / capsules.

Secondaires : { filaments des carabiques; / peloton des géophiles; / capsules des scolopendrides; / capsules des décapodes; / capsules du grillon.

II.

CONCLUSIONS.

Dans les pages qui précèdent nous avons décrit d'abord, puis rassemblé et comparé les phénomènes de spermatogénèse que nous avons observés dans un grand nombre d'arthropodes.

Pour achever notre œuvre, il nous reste à utiliser ce travail d'analyse et de comparaison pour en dégager, si possible, les lois de la spermatogénèse.

Tâche ardue!

Rien n'est plus difficile, en effet, que d'énoncer des lois biologiques s'appliquant à tous les êtres et comprenant tous les faits.

Plusieurs se sont égarés dans cette voie mal aisée et, dans tous les départements de la biologie, bien des lois énoncées comme telles sont tombées devant les progrès de l'observation.

Le grand écueil à éviter dans la recherche de ces lois, c'est la généralisation hâtive et non justifiée; l'étonnante variété de la nature en est la cause. Il faudrait presque avoir vu tous les faits dans toutes les espèces pour être sûr de donner à ses formules la compréhension et l'extension qu'elles comportent.

Or, malgré nos nombreuses observations, nous sommes bien loin d'avoir parcouru toutes les espèces et observé tous les faits, et parmi ceux que nous avons observés il en est sans doute que nous avons mal vus ou mal interprétés, car un mémoire biologique sans inexactitudes n'a pas encore vu le jour.

Cependant du travail de la pensée sur les données de l'observation il résulte toujours quelque avantage pour la science, ne fût-ce que celui d'inspirer l'idée de nouvelles recherches ou d'indiquer une voie nouvelle à explorer.

Une loi, en biologie, est la synthèse des faits observés.

Mais il y a loi et loi, précisément parce qu'on peut les appliquer à des catégories plus ou moins vastes d'objets ou de faits; toutes les lois n'ont pas en effet la même extension ni, par suite, la même compréhension. La compréhension d'une idée ou d'un jugement étant en raison inverse de son extension, il s'en suit qu'une loi applicable à tous les êtres contiendra un petit nombre de notes, ou de caractères généraux; tandis qu'une loi ne s'appliquant qu'à un groupe particulier, à une famille par exemple, pourra comprendre un nombre de notes beaucoup plus grand, et sera par conséquent plus détaillée et plus explicite.

Ces points remis en mémoire, proposons-nous de rechercher la loi *générale* de la spermatogénèse chez les arthropodes, c'est-à-dire les faits qui sont constants et essentiels à la formation de tout spermatozoïde dans cet embranchement tout entier.

Nous avons vu que le processus de la formation des éléments figurés du sperme embrasse toujours trois séries de phénomènes bien distincts : phénomènes de cytodiérèse, phénomènes de différentiation, phénomènes d'une autre nature, variables et consécutifs aux seconds. Ces trois groupes de phénomènes sont si divers entre eux, que la loi générale de la spermatogénèse devra comprendre trois parties ou, si l'on veut, trois lois distinctes.

C'est là un point de méthode dont ne tiennent pas suffisamment compte les divers énoncés qui ont été proposés jusqu'ici comme lois générales.

Ces formules sont du reste entachées d'autres défauts; examinons rapidement les principales d'entre elles.

I. Kölliker est le premier auteur qui ait formulé une loi semblable. Le spermatozoïde, d'après sa première formule, se forme dans l'intérieur du noyau par une sorte de cristallisation en spirale. Reichert et Henle combattirent cette opinion, et soutinrent que le corps cellulaire prend part à la formation du spermatozoïde.

Néanmoins, comme nous l'avons vu, le savant histologiste ne renonça pas complétement à sa loi; il la modifia seulement en disant que le spermatozoïde représente un noyau dont une portion s'est étirée sous la forme de queue.

En fût-il ainsi, cette loi serait encore erronée; Kölliker avoue lui-même aujourd'hui (1), tout en maintenant sa loi, qu'elle n'est applicable qu'à certains animaux; elle n'est donc pas générale.

II. En 1865, Schweigger-Seidel, dans l'un des travaux les plus consciencieux qu'on ait publié sur notre sujet, fixa, comme nous l'avons dit plus haut, la vraie signification du spermatozoïde en démontrant que cet élément représente une cellule entière. Mais, dire que le spermatozoïde est une cellule, ce n'est pas formuler une loi de la spermatogénèse.

III. de la Valette St-George, après quelques hésitations, s'est finalement arrêté à l'énoncé suivant : » Chaque cellule spermatique donne

(1) Kölliker : *Die Bedeutung der Zellenkerne fur die Vorgänge der Vererbung;* Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885,

» naissance à un spermatozoïde, de telle manière que le noyau en forme » la tête, et la substance cellulaire le filament caudal (1). «

Plus tard, en 1886, comme conclusion de son travail sur la blatte, il écrit ce qui suit(2) : » Es geht somit bei *Blatta germanica*, der *später* » *wieder verschwindende Kopf* aus dem Kern der Spermatide, der Faden » aus deren Cytoplasma hervor; die Verbindung zwischen Kopf und Fäden » wird vermittelt durch ein besonderes Zwischenstück, welches den Neben- » kern seine Entstehung verdankt. Es fällt somit die Entwickelung der » Samenkörper von *Blatta germanica* genau unter das von mir vor Jahren » aufgestellte Gesetz der Spermatogenese. »

Verschwinden veut bien dire disparaître, s'évanouir. Aussi étions-nous persuadé en lisant ces lignes que DE LA VALETTE admettait que la tête, dérivant du noyau, finit elle-même par disparaître plus tard et que, par conséquent, le spermatozoïde mûr est dépourvu d'élément chromophile, ou de noyau.

Cependant il semble vouloir modifier ses termes dans sa quatrième communication : » .... immer (der Kern) kleiner und kleiner wird, dit-il, » bis er endlich ganz *verschwindet und verschmälert sich* zu einem dünnen » Stäbchen. »

Verschwindet und verschmälert sich : le noyau, ou la tête, s'évanouit, mais en même temps il s'amincit en bâtonnet! Ce correctif semble indiquer que, dans la pensée de l'auteur, malgré les termes qu'il emploie, le noyau ne s'évanouit pas; ce qui est contraire, nous paraît-il, à ce qu'il affirmait précédemment en parlant de : » *später wieder ver-schwindende Kopf.* »

Tout cela est bien équivoque. Mais cela fut-il clair et précis, que nous pourrions encore soutenir que l'énoncé de DE LA VALETTE est incorrect.

En effet les termes tête et queue, qu'il introduit dans la formule de SCHWEIGGER-SEIDEL, restreignent son extension, ces mots ne peuvant s'appliquer au spermatozoïde non filamenteux de divers d'animaux, notamment à celui des crustacés décapodes, de beaucoup de chilognathes, des acariens, etc.

Nous avons dit ce que nous pensons de la valeur du *Nebenkern*, que l'on rencontre seulement chez certains spermatozoïdes filamenteux, ainsi que du *Zwischenstück* qui en dériverait.

---

(1) DE LA VALETTE S^{t}-GEORGE : Arch. f. mik. Anat., 1874.

(2) DE LA VALETTE S^{t}-GEORGE : Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVII, 1886.

Mais ces deux lois, celle de Schweigger-Seidel et celle de de la Valette, sont, de plus, incomplètes, car elles ne font aucune mention de la genèse première de l'élément spermatique; elles ne visent que le deuxième acte de cette genèse, c'est-à-dire la différentiation en cellule-spermatozoïde.

Dans plusieurs de ses publications, cependant, de la Valette St-George exprime quelques vues d'ensemble sur la période des cytodiérèses, qui constitue notre première étape. Sa manière de concevoir le processus de cette étape peut se résumer de la manière suivante.

Il se forme à un moment donné, dans le testicule en développement, des cellules qui sont les équivalentes des cellules ovulaires, ce sont les ovules mâles. Ceux-ci se divisent et donnent naissance à des cellules qu'il appelle spermatogonies. Les spermatogonies entrent en division à leur tour et engendrent les spermatocytes.

Suivant leur disposition, les amas de spermatocytes prennent le nom de spermatogemmes ou de spermatocystes. Ces derniers sont entourés d'une membrane formée de cellules disposées en épithélium, qui dérivent de la même spermatogonie que les spermatocytes.

L'auteur ne s'explique pas au sujet de l'extension et de la valeur qu'il donne à cette conception de la marche des phénomènes. S'il n'en fait pas une loi générale, il lui attache cependant une grande importance; sinon, pourquoi inventer toute une nouvelle nomenclature?.....

Qu'on nous permette de faire quelques observations au sujet de ce qui précède.

1° Plusieurs auteurs : Reichert, Leydig, de la Valette St-George, Nussbaum, Balfour, etc. ont comparé certaines cellules-mères à la cellule-œuf; et ont cherché à établir des analogies et des rapprochements plus ou moins justifiés entre le développement des deux éléments sexuels.

Un travail dans ce sens a été récemment publié par Patrick Geddes et Arthur Thomson (1). Ces auteurs établissent la comparaison entre les diverses variétés de la segmentation de l'œuf, et celles de la division des métrocytes spermatiques, et mettent en évidence, sans idées préconçues, les analogies qu'ils découvrent entre certaines de variétés de division dans les deux éléments sexuels.

(1) Patrick Geddes et Arthur Thomson : *History and theory of spermatogenesis*; Proceedings of the Royal Society of Edimburgh, 1887.

Quelque intéressantes que soient les conclusions de ces auteurs, nous pensons qu'il est préférable de faire rentrer ces cas particuliers de la division de l'œuf et des métrocytes, dans l'étude générale et comparée de la cytodiérèse, qui nous révèle l'existence de phénomènes identiques dans les cellules d'espèces les plus diverses.

D'ailleurs l'homologie morphologique entre les cellules-mères testiculaires, que DE LA VALETTE appelle ovules mâles, et les œufs n'est rien moins que démontrée. On pourrait considérer plutôt la cellule-spermatozoïde comme homologue de la cellule-œuf. En effet, les deux sortes de cellules sexuelles se multiplient d'une manière continue et par des modes très divers, jusqu'au moment où elles donnent naissance à une cellule qui ne se multiplie plus, mais qui se différentie, l'œuf ou le spermatozoïde. De plus, dans la fécondation, phénomène bien plus caractéristique que la genèse des cellules mâles ou femelles, dont le mode est si variable, on voit ces deux éléments cellulaires se combiner pour former une nouvelle individualité. Il paraît donc fort naturel d'établir l'homologie morphologique entre la cellule-œuf et la cellule-spermatozoïde, et de regarder aussi comme les homologues des métrocytes mâles et de leurs ancêtres, jusqu'à la métrocyte mâle primordiale, tous les ancêtres des cellules-ovulaires, jusqu'à leur métrocyte primitive.

2° Les termes spermatocystes et spermatogemmes sont absolument inapplicables à certains animaux : citons les myriapodes, chilognathes et chilopodes, beaucoup de crustacés, les acariens, etc., dont les cellules testiculaires se forment par segmentation binaire, et sont isolées et libres.

3° Même pour les animaux auxquels son auteur l'applique expressément, la théorie de DE LA VALETTE est encore insuffisante. Elle ne tient pas compte d'une donnée très importante : le mode de division des cellules testiculaires, mode qui est très variable et qui donne à la première étape son facies particulier, car c'est de ce mode que dépendent la formation ou l'absence des colonies spermatocystes ou spermatogemmes.

4° D'ailleurs les colonies ne sont pas entourées d'un épithélium, mais bien contenues dans une cellule-reste.

La loi de DE LA VALETTE n'est donc pas applicable à tous les êtres; elle ne l'est même pas, il s'en faut de beaucoup, à tous les arthropodes. En outre, elle est inexacte ou incomplète, même pour les animaux sur lesquels ont porté les recherches de l'auteur.

IV. Sabatier (1) a aussi imaginé un plan typique de la spermatogénèse. Il distingue parmi les cellules testiculaires trois espèces d'éléments : les spermatospores, les proto-spermatoblastes et les deuto-spermatoblastes. Les proto-spermatoblastes naissent par multiplication nucléaire et bourgeonnement superficiel de la spermatospore; ils donnent naissance de la même manière aux deuto-spermatoblastes. Ceux-ci se transforment en spermatozoïdes : leur noyau devient la tête, tandis que leur protoplasme forme la queue en s'étirant. Cette manière de voir lui a été surtout suggérée par ses études sur les annélides et les batraciens; il voudrait la généraliser, en y faisant peut-être des modifications de détail.

Que faut-il penser de cette nouvelle loi?

1° Chez beaucoup d'êtres il faudrait distinguer non seulement des spermatospores, des proto- et des deuto-spermatoblastes, mais encore des tri-, tetra-, penta-spermatoblastes, etc., etc., en un mot autant de numéros d'ordre que les spermatophores comptent de générations cellulaires parmi leurs descendants, quelles que soit d'ailleurs les variétés de division qui leur donnent naissance. Or, ce nombre est souvent fort grand, et dans bien des cas il ne peut être déterminé avec exactitude. Inutile d'ajouter que, chez beaucoup d'espèces, la multiplication des métrocytes ne présente aucun phénomène correspondant au bourgeonnement superficiel dont cette théorie fait mention.

2° La partie de l'énoncé qui a trait à la deuxième étape, s'applique seulement à la forme filamenteuse.

3° Enfin son auteur lui-même fait à cette loi une importante exception pour les décapodes, chez lesquels, d'après lui, les corps qui se transforment en spermatozoïdes ne sont pas même des cellules (2).

De ces considérations il nous paraît résulter que les prétendues lois générales de la spermatogénèse, proposées jusqu'ici, ne peuvent être acceptées.

Recherchons à présent, en nous basant sur nos observations, ce qu'il pourrait y avoir de constant et d'essentiel dans chacune des trois étapes de la spermatogénèse chez les arthropodes.

(1) Sabatier : *La spermatogénèse chez les plagiostomes et les amphibiens;* C.R. d. l'Acad. des Sc., 17 avril, 1882.

(2) Sabatier : C.R. d. l'Acad. des Sc., 9 février, 1883.

Première étape.

Nous y avons rencontré bien des modes divers de cytodiérèse.

La caryodiérèse y est cinétique ou acinétique.

La plasmodiérèse y présente des particularités diverses.

Les rapports entre la caryodiérèse, la plasmodiérèse et la division de la membrane y sont aussi variables.

Enfin nous avons signalé des modifications propres à certains animaux seulement, et encore plus variables que les précédentes, telles sont : la division donnant lieu à une cellule-reste enveloppante, les fusions, les modes spéciaux de genèse de la cellule-spermatozoïde.

N'y aurait-il donc aucun fait constant et essentiel dans cette étape? Non, tous les phénomènes qu'on y observe, sont seulement des phénomènes variés de *multiplication cellulaire*.

Deuxième étape.

La différentiation de la cellule-spermatozoïde comprend ordinairement un changement de forme et des phénomènes ayant pour siège le protoplasme et le noyau.

Le mode de déformation de la cellule spermatique est plus variable encore que la forme des éléments adultes.

Le noyau est loin de subir partout le même sort.

Il peut rester intact, devenir totalement invisible, ou subir des modifications nombreuses. On y constate des changements de forme multiples et des modifications très diverses de son contenu et de sa membrane. On voit souvent le noyau des spermatozoïdes prendre une apparence homogène; mais nous avons aussi rencontré des spermatozoïdes qui ne présentent pas ce caractère : citons les *Glomeris*, les *Gamasus*, etc.

Aucune modification morphologique constante et essentielle ne nous est donc connue dans le noyau du spermatozoïde.

Quant au protoplasme, ses changements sont encore plus variés que ceux du noyau. Depuis l'état de protoplasme ordinaire jusqu'à l'état de différentiation profonde qu'il subit chez les chilopodes, on trouve tous les intermédiaires possibles, y compris sa disparition presque totale, comme chez le *Polydesmus*.

Nous avions cru d'abord trouver un caractère constant du spermatozoïde dans le passage du protoplasme à l'état de substance réfractaire hyaline

et homogène. Mais nous étions dans l'erreur, car il reste granuleux et réticulé chez les *Gamasus* et les *Glomeris*, aussi bien que chez certains êtres n'appartenant pas au groupe des arthropodes, plusieurs nématodes par exemple.

Ainsi donc, tous les phénomènes de la deuxième étape sont des phénomènes de *différentiation cellulaire*; aucun d'eux n'est constant ni, par conséquent, essentiel.

Troisième étape.

On a pu voir par notre aperçu synthétique de la troisième étape que si le spermatozoïde a partout la valeur d'une cellule il est loin cependant de présenter partout les mêmes caractéres morphologiques et anatomiques. La forme et la structure des spermatozoïdes sont au contraire des plus variables; ainsi les chilognathes, les chilopodes, les crustacés, etc., en offrent des types extraordinairement divergents.

Cette forme et cette structure sont tellement variables qu'on pourrait se demander avec raison quel est le caractère commun qui fait ranger parmi les spermatozoïdes tant de productions disparates.

La forme des spermatozoïdes, leur structure interne et l'état dans lequel ils se trouvent à la maturité, sont encore plus variables que les détails de leur genèse et de leur différentiation.

Donc, au point de vue morphologique, tout ce que l'on peut dire de cette troisième étape c'est que le spermatozoïde conserve sa valeur cellulaire : *le spermatozoïde est une cellule adulte.*

Tout le reste est variable.

Le travail de comparaison et de synthèse auquel nous venons de soumettre le chaos des variétés observées dans les trois étapes nous conduit donc à cette seule conclusion générale : *la formation des spermatozoïdes ne comprend que des phénomènes de genèse et de différentiation cellulaires.*

Ainsi que nous le disions au congrès de l'Association Britannique de 1887, à Manchester(1), nous considérons comme une chose impossible, dans l'état actuel de la science, d'ajouter à cette formule une note quelconque sans qu'elle cesse de s'étendre à tous les êtres vivants.

Si l'on voulait, par exemple, faire mention du mode de genèse de la cellule spermatique, la loi ne serait plus générale; elle deviendrait une loi

(1) G. Gilson : *The spermatogenesis of the acarians and the laws of spermatogenesis in general.* British association for the advancement of Science. Reports, 1887.

particulière à certains groupes seulement, car les modes les plus divers de division cellulaire s'observent dans les cellules-mères des divers groupes. Il en serait de même si l'on voulait spécifier le mode de différentiation de la cellule spermatique, car rien n'est plus varié.

La chimie cellulaire, qui a encore tant de progrès à réaliser, nous décèlera peut-être un jour un caractère essentiel à cette cellule; mais en attendant, nous le répétons, c'est sa fonction physiologique qui en constitue seule la note caractéristique, et celle-ci n'a rien de commun avec les lois morphologiques.

On ne peut donc déterminer cette formule davantage sans qu'elle cesse d'être générale.

Voici qu'elle est sa signification. Chez tous les êtres la formation du spermatozoïde est un cas particulier de la genèse et de la différentiation cellulaire; ses détails sont très variables et elle n'est réglée que par les lois encore inconnues qui règlent tous les cas particuliers de genèse et de différentiation.

Mais s'il n'est pas possible d'énoncer la loi générale s'appliquant à tous les êtres, il est évident que l'on peut néanmoins faire de la comparaison et de la synthèse d'une manière plus restreinte.

En considérant les phénomènes dans leur ensemble, on pourrait peut-être établir des groupes caractérisés par la similitude des phénomènes principaux de la genèse et de la différentiation spermatique, et formuler les *lois particulières de la spermatogénèse*, propres à chacun de ces groupes. Le résumé que nous avons donné à la suite du chapitre des *Acariens* est un exemple de loi particulière qui régit la spermatogénèse des *Gamasides*.

Nous avons démontré suffisamment, pensons-nous, l'impossibilité d'établir une pareille loi pour l'embranchement des arthropodes. Ce groupe nous avait d'ailleurs toujours paru celui de tous où l'on observe la plus grande variété et les plus grandes divergences entre les ordres, les familles et les genres. Notre prévision s'est trouvée amplement confirmée par nos résultats.

Mais il y a beaucoup à faire pour les groupes moins vastes dans la voie que nous venons d'indiquer; et ce travail nécessitera de longues et minutieuses recherches. Il faudra non seulement fouiller les régions encore inexplorées du règne animal, mais encore contrôler les conclusions publiées jusqu'ici. En effet, il n'est que trop vrai que beaucoup de travaux laissent à désirer sous divers rapports.

Plusieurs savants, par exemple, tirent des conclusions générales sans

avoir fait d'études comparées suffisantes. Pour être en droit de synthétiser, il faudrait peut-être avoir poussé l'analyse jusqu'aux genres et jusqu'aux espèces; car les caractères cytologiques, ceux des cellules spermatiques en particulier, sont loin d'être réglés par les divisions taxonomiques. Ainsi, par exemple, chez les chilognathes nous avons constaté une différence profonde entre le spermatozoïde globuleux du genre *Iulus* et le spermatozoïde filamenteux du genre *Blaniulus* qui appartient à la même famille des *Iulides*, et, parmi les chilopodes, nous avons signalé des différences non moins importantes entre le spermatozoïde du *Lithobius* et celui de la *Scolopendra*.

En outre, peu d'auteurs ont compris que toute recherche spermatogénétique doit être poursuivie au point de vue cytologique, c'est-à-dire en tenant compte, dans l'interprétation des faits, de toutes les données fournies par l'étude gérale et comparée de la cellule.

On eût cependant évité ainsi beaucoup de faux aperçus; on eût évité surtout la création d'une foule de termes techniques inutiles, et qui ne correspondent pas à la nature réelle des objets.

Résumons notre pensée.

Nous possédons aujourd'hui assez de faits pour affirmer qu'il est impossible de formuler une loi générale de la spermatogénèse plus explicite que celle-ci : *le spermatozoïde est une cellule particulière, diversement différentiée suivant les êtres auxquels il appartient.*

La cellule spermatique suit le sort de toutes les autres cellules; jeune d'abord, elle se différentie ensuite pour passer à l'état adulte. Les cellules somatiques se multiplient pendant leur jeune âge. Il en est de même de la cellule testiculaire, seulement ses modes de multiplication sont peut-être plus variés; rappelons la segmentation binaire exogène ou endogène, la division avec cellule-reste, la formation des plasmodiums et la division par séparation auxquels ils peuvent donner lieu, etc. Mais ce ne sont là que des particularités de la division cellulaire, qui se retrouvent chez beaucoup d'autres cellules. Ainsi la segmentation endogène se voit chez les champignons, chez certains protozoaires, comme les coccidies, etc. La division simultanée existe chez les végétaux; la division avec cellule-reste enveloppante se constate dans les cellules de la moëlle des os, aussi bien que dans les métrocytes testiculaires. La forme vésiculeuse, à une assise de cellules, que nous avons signalée dans les colonies spermatiques, se rencontre dans le blastoderme de beaucoup d'animaux et dans certaines colonies d'algues inférieures.

A un moment donné, la multiplication des cellules testiculaires s'arrête avec la formation des cellules spermatiques. Alors celles-ci se différentient, c'est-à-dire subissent des modifications diverses, suivant les groupes et les espèces animales. N'en est-il pas de même de toute autre cellule? La différentiation s'y fait également à tous les degrés dans la série organique. Elle y est bien souvent aussi profonde que dans la cellule spermatique: témoins les fibres élastiques, nerveuses ou musculaires, les cellules du cristallin et de la rétine, etc., les tissus stéréomateux et vasculaires des végétaux, etc., etc.

Le développement de la cellule spermatique suit donc la loi générale imposée à toute cellule. La cellule spermatique et les spermatozoïdes sont un seul et même élément, considéré à deux époques ou à deux états différents.

Récemment Voigt(1) a proposé de remplacer les termes cellule spermatique ou spermatocyte, par *spermatide*, et spermatozoïde par *spermatosome*. Cette inovation adoptée par de la Valette et d'autres auteurs est plus nuisible qu'utile, comme d'ailleurs toute complication du langage scientifique.

Si l'on s'engage dans cette voie de nomenclature nouvelle, pourquoi restreindre l'usage de celle-ci à la seule cellule spermatique. Pourquoi ne pas l'appliquer à tous les genres de cellules, qui toutes passent par les mêmes étapes de développement, et inventer des termes techniques particuliers pour en marquer le jeune âge et l'état adulte?....

Du reste, le terme »spermatozoïde«, proposé par Duvernoy pour désigner l'état adulte de la cellule spermatique, peut être conservé sans inconvénient; sa signification est connue de tout le monde, et il a la priorité sur le mot »spermatosome» qui est loin d'être plus significatif.

Ainsi, ni la genèse, ni le développement, ni les caractères morphologiques ne distinguent la cellule mâle des autres cellules. La seule note qui la caractérise, c'est sa fonction, ou son rôle physiologique : *le spermatozoide est une cellule spéciale, apte à se fusionner avec la cellule-œuf pour la féconder*. Mais, sous ce rapport encore, la cellule-spermatozoïde ne fait pas exception à la règle générale, car toutes les cellules différentiées ont une fonction particulière.

(1) W. Voigt : Ueber Ei und Samenbildung bei Branchiobdella; Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut, Würzburg, 1887, Bd. VII.

Nous soutenons donc qu'il n'existe pas encore de loi générale de la spermatogénèse.

En effet, La formule que nous venons d'analyser n'a nullement cette valeur. Dire que *la formation du spermatozoide ne comprend que des phénomènes de genèse et de différentiation cellulaires*, ce n'est pas formuler la loi de la spermatogénèse; c'est tout simplement affirmer de la cellule spermatique, ce que l'observation nous oblige d'affirmer de toute espéce de cellules. On doit dire de toute cellule adulte que son développement comprend des phénomènes de genèse et de différentiation.

Pour établir une loi générale de la spermatogénèse, il faudrait constater que la formation du spermatozoïde s'accompagne toujours de faits qui lui sont propres et qui la caractérisent. Car une loi, pour mériter ce nom, doit exprimer les conditions nécessaires d'un phénomène; la simple affirmation d'un fait n'est pas une loi.

Or nous croyons avoir démontré que notre formule est la seule qui puisse s'appliquer dans toute sa généralité au développement de la cellule spermatique.

En effet, l'étude comparée des faits ne nous en révéle aucun qui soit caractéristique du spermatozoïde, et qui se retrouve d'une manière constante chez tous les êtres.

On voit donc qu'il est impossible d'énoncer à présent la loi générale de la spermatogénèse.

Sans doute, il existe une pareille loi gouvernant la genèse et la différentiation de la cellule spermatique dans toute la série organique. Mais cette loi nous échappe; elle résulte des propriétés essentielles de cette cellule et de la substance organisée en général, propriétés sur lesquelles nous ne possédons encore que des données extrêmement vagues et hypothétiques.

Chercher à établir une loi générale dans ces conditions, c'est sortir du domaine de l'observation; c'est vouloir deviner la nature qui se rit de notre ignorance et de l'étroitesse inévitable de nos formules et de nos schémas. Quant à nous, au lieu de nous livrer à des hypothèses hasardées et inutiles, nous nous contenterons de répéter ces paroles que le poète applique aux Néréides et que nous avons placées en tête de ce travail, parce qu'elles s'appliquent admirablement aux cellules reproductrices :

..... Facies non omnibus una,
Nec diversa tamen, qualem decet esse sororum.

OVIDE, Mét., liv. II, *f*. 13.

Louvain, 31 *octobre* 1887.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVI.

Gamasides : fig. 806 à 830. — Helops : fig. 831 à 839. — Necrophorus : fig. 840 à 842. — Locusta : fig. 843 à 853. — Cossus : fig. 854 à 866. — Arctia : fig. 867.

Gamasus :

Espèce de la *Silpha obscura*.

FIG. **806**. Métrocyte bisegmentée; dans la cellule-fille supérieure le noyau est reconstitué; dans l'inférieure, le nucléole-noyau est encore plongé librement dans le cytoplasme.

FIG. **807**. Cellule spermatique. Le cytoplasme entourant le noyau a déjà pris l'aspect granuleux du caryoplasme, mais la membrane du noyau proprement dit ne s'est pas encore formée.

FIG. **808**. Cellule spermatique complète.

FIG. **809**. Stade ultérieur; la cellule s'allonge; le noyau est encore intact.

FIG. **810**. Stade ultérieur; le noyau proprement dit s'allonge; en même temps il perd déjà son aspect granuleux et s'incruste d'une substance hyaline.

FIG. **811**, Stade plus avancé.

FIG. **812**. Cellule spermatique subissant un allongement hâtif; la membrane nucléaire n'est pas encore reformée.

FIG. **813**. Stade ultérieur. Le protoplasme est devenu moins granuleux, excepté au centre où se forment des granules réguliers.

FIG. **814**. Stade ultérieur. Coupe optique. Le contenu du noyau est coagulé. Toute la portion antérieure du cytoplasme renferme des granules disposés assez régulièrement.

FIG. **815**. Stade ultérieur; cellule vue en surface. Sa membrane porte des stries longitudinales.

FIG. **816**. Coupe transversale de la cellule précédente, faite dans la région du noyau. Les stries longitudinales apparaissent comme des côtes saillantes à la face interne de la membrane.

Espèce du *Necrophorus variegatus*.

FIG. **817**. Jeune spermatozoïde ; les stries longitudinales s'organisent dans le réticulum qui tapisse la membrane. Le noyau contient un coagulum allongé.

FIG. **818**. Spermatozoïde mûr.

Espèce du *Bombus lapidarius*.

FIG. **819**. Spermatozoïde non encore achevé et ayant subi l'action de l'eau. Sa membrane est fortement dilatée; ses stries longitudinales se sont dédoublées et segmentées en points séparés, excepté en certains endroits où le dédoublement seul s'est opéré.

FIG. **820**. Spermatozoïde brisé.

FIG. **821**. Spermatozoïde vu en partie en coupe et en partie en surface. La portion coupée montre la structure grossièrement granuleuse du cytoplasme; l'autre moitié porte le réticulum dans lequel les stries doivent se former.

FIG. **822**. Spermatozoïde mûr.

FIG. **823**. Coupe du précédent.

FIG. **824**. Spermatozoïde pris dans la femelle; les stries longitudinales sont festonnées.

Espèce du *Necrophorus germanicus*.

FIG. **825**. Jeune spermatozoïde.

FIG. **826**. Stade ultérieur; le nucléole-noyau commence à sortir du noyau.

FIG. **827**. Stade ultérieur; le nucléole-noyau sort à demi de la cellule.

FIG. **828**. La position du noyau indique un stade un peu plus avancé que le précédent : des stries transversales formant probablement une spirale ont apparu dans la moitié inférieure.

FIG. **829**. Un même spermatozoïde mûr vu dans deux positions différentes.

FIG. **830**. Spermatozoïde mûr dont le nucléole-noyau a été détaché artificiellement.

Helops caraboides.

FIG. **831**. Cellule spermatique vivante; dans le cytoplasme se voit la vacuole qui accompagne le premier rudiment du fil axial.

FIG. **832**. Stade ultérieur; un tronçon assez long du fil axial est déjà formé et se voit enrobé dans la vacuole (fixation par l'acide osmique).

FIG. **833**. Stade ultérieur; le fil est encore plus long, et la vacuole s'est dilatée.

FIG. **834**. Stade ultérieur; le fil axial est en partie sorti de la vacuole.

FIG. **835**. Stade ultérieur; le vacuole a pris une forme irrégulière et a perdu ses contours nets.

FIG. **836** et **837**. Stades ultérieurs; le fil axial est enroulé en ressort dans un vaste espace vacuolaire.

FIG. **838**. Stade ultérieur; la cellule spermatique a déjà subi l'étirement unipolaire, et le fil axial est en partie engagé dans le prolongement.

FIG. **839**. Cellule spermatique allongée présentant deux vacuoles très nettes, semblables à celle de la FIG. **832**, sur le trajet du filament axial unique.

Necrophorus variegatus.

FIG. **840**. Cellule spermatique; la vacuole, homogène à frais comme celle de la FIG. **831**, montre après l'action de l'acide osmique un coagulum irrégulier qui englue le premier rudiment du fil axial.

FIG. **841**. Stade ultérieur.

FIG. **842**. Stade ultérieur.

Locusta viridissima.

FIG. **843**. Cellule spermatique vivante; vacuole d'aspect homogène.

FIG. **844**. Cellule spermatique au même stade, traitée par l'acide osmique en vapeur; la vacuole contient un coagulum irrégulier.

FIG. **845**. Stade ultérieur; le fil axial apparaît nettement dans la vacuole (fixation par l'acide osmique).

FIG. **846**, Stade ultérieur; le cytoplasme loge deux vacuoles dont la destination est diverse; l'une contient le rudiment du fil axial; l'autre est homogène et servira à la formation des crochets procéphaliques.

FIG. **847**. Stade ultérieur; la vacuole procéphalique occupe sa position définitive au pôle du noyau qui est opposé à celui où le fil axial se trouve fixé avec sa vacuole.

FIG. **848**. Stade ultérieur; le fil axial s'est déroulé; la vacuole s'est déchiquetée.

FIG. **849**. Stade ultérieur; prolongement très développé; la vacuole ne s'est pas déchiquetée, mais s'est allongée tout en conservant des contours nets.

FIG. **850**. Cellule spermatique à deux vacuoles qui logent toutes deux un rudiment très débile du filament axial (fixation par l'acide osmique en vapeur).

FIG. **851**. Cellule à deux vacuoles de même nature, mais plus jeune; après la fixation, le rudiment du fil axial ne se montre pas encore nettement dans le coagulum irrégulier.

FIG. **852**. Cellule à trois vacuoles — une vacuole procéphalique homogène; deux autres avec fil axial enroulé.

FIG. **853**. Stade ultérieur; les deux vacuoles à fil axial se sont allongées en gardant leurs contours nets; dans cet état elles figurent les deux prétendus fuseaux de DE LA VALETTE S^{t} GEORGE

Il ne nous a pas été possible de décider s'il y a deux fils axiaux distincts dans la queue des spermatozoïdes dérivant des cellules à deux vacuoles.

Cossus ligniperda.

FIG. **854**. Cellule-mère destinée à former une colonie.

FIG. **855**. La même après la caryocinèse.

FIG. **856**. La même un peu plus tard; l'un des noyaux prend l'aspect des noyaux quiescents.

FIG. **857**. La même après la caryodiérèse. Celle-ci s'est effectuée de manière à individualiser nettement la cellule qui contient le noyau non différentié et qui s'est entouré d'une membrane propre; l'autre noyau demeure contenu dans une masse de protoplasme dépourvue de membrane du côté qui avoisine la nouvelle cellule. La cellule interne est la première cellule prolifération; la grande cellule, comprenant la membrane de la métrocyte, la partie de son protoplasme non employé et le noyau modifié, constitue la *cellule-reste*.

FIG. **858**. Métrocyte contenant un noyau en cinèse.

FIG. **859**. Cellule présentant sans doute un stade ultérieur; on y voit deux petits noyaux et un troisième plus volumineux

FIG. **860**. Stade ultérieur. Le gros noyau s'est circonscrit une cellule, et la cellule-reste contient les deux petits noyaux.

FIG. **861**. Métrocyte multinucléée contenant quatre noyaux quiescents et un noyau non encore modifié.

FIG. **862**. Métrocyte à quatre noyaux non modifiés.

FIG. **863**. Jeune colonie à trois cellules prolifératives, et une cellule-reste avec un seul noyau quiescent. Cette colonie dérive peut-être du stade précédent par plasmodiérèse simultanée et passage de l'un des noyaux à l'état quiescent.

FIG. **864**. Jeune colonie à trois cellules prolifératives; sa cellule-reste a six noyaux quiescents.

FIG. **865**. Colonie plus avancée.

FIG. **866**. Colonie plus développée portant deux prolongements intéressant le protoplasme de la cellule-reste tout seul.

Arctia fuliginosa.

FIG. **867**. Colonie volumineuse; l'un des prolongements contient non seulement du protoplasme de la cellule-reste, mais encore deux prolongements appartenant à des cellules proliférantes.

BIBLIOGRAPHIE

Balbiani : Arch. d. Sc. nat., 5e série, Tome II, p. 74, 1869. Mémoire sur la génération des aphides.

Bessels : Zeit. f. wiss. Zool., B. 17, 1867. Studien üb. d. Entw. d. Sexualdrüsen bei den Lepidopteren.

Biondi : Die Entwickelung der Spermatozoïden; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXIV, 1885.

H. Blanc : Anatomie et Physiologie de l'appareil sexuel mâle des phalangides; Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences nat., Lausanne, 1880, 2e Série, Vol. XVII, p. 49, Pl. IV à VI.

Blomfield : Quaterly Journal of Micr. Science; July, 1881.

» » » » » April, 1883.

Butschli : Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 21, 1871.

J. B. Carnoy : Manuel de Microscopie.

» La Cytodiérèse de l'œuf; Revue « La Cellule », T. III, 1e fascicule.

» Biologie cellulaire, p. 225.

» Revue « La Cellule », T. II, 2e fascicule.

» Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons, Pl. IV, fig. 3, 4, 5; Gand, 1870.

Claparède : Studien an Acariden; Zeit. f. wiss. Zool., 1868.

L. Claus : Traité de Zoologie (Trad. franc., par Moquin-Tandon, sur la 4e édition allemande).

de la Valette St-George : Arch. f. mik. Anat., 1878, T. XV, p. 308 (Conclusions.)

» Arch. f. mik. Anat., 1857.

» » » » 1874.

» » » » 1865, p. 403.

» » » » 1886 (vierte Mittheilung.)

» » » » 1887 (fünfte Mittheilung.)

» Sacram memoriam serenissimi, etc. Bonnae, die III mensis Augusti anni 1883.

J. Denys : La Cytodiérèse des cellules géantes et des petites cellules incolores de la moelle des os; La Cellule, T. II, 2e fascicule.

H. De Vries : Plasmolytische Studien über d. Wand d. Vacuolen; Pringsheim's Jahrb., Bd. XVI.

Dujardin : Nouveau Manuel de l'observateur au microscope, Pl. XI, fig. 21 et Pl. III, fig. 22.

M. Duval : Journal de Micrographie de Pelletan, 1880, p. 240.

Duvernoy : Note sur la génération des mammifères; C. R. de l'Ac. des Sc., 1843, p. 142.

Fabre : Ann. des Sc. nat., 4e série, T. III, 1855.

P. Geddes et A. Thomson : History and theory of spermatogenesis; Proceedings of the Royal Society of Edimburgh, 1887.

G. Gilson : The Spermatogenesis of the Acarians and the laws of Spermatogenesis in general. British Association for Advancement of Science Reports, 1887.

Grobben : Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschleschtsorg. Org. der Dekapoden; Arbeiten aus dem zool. Inst. der Univ. Wien, 1878.

Hallez : Embryogénie des dendrocœles d'eau douce, Paris, 1887.

Hammerschmidt : Isis von Oken, 1838, p 258, Pl. 4.

Henking : Beiträge z. Anat., Entw. und Biologie von Trombidium; Zeit. f. wiss. Zool., 1882.

Hartsoeker : Extrait d'une lettre sur la manière de faire les nouveaux microscopes; Journal des savants, 1678, p. 355.

Henle : Handbuch der Anatomie des Menschen, B. IX, p. 356.

Hill : History of animals, 1752.

Hermann : Sur la spermatogénèse des crustacés édriophthalmes; C. R. de l'Ac. des Sc., 1883.

Kölliker : Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit; Zeit. f. wiss. Zool., Bd. III, p. 261.

» Die Bedeutung der Zellenkern für die Vorgänge der Vererbung; Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885.

» Beiträge zur Kenntniss der Geschl. und d. Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere; Berlin, 1841.

» Die Bildung, etc.; Denkschriften der schweitz. Gesellsch. f. die gesamm. Naturwissenschaften, T. VIII, 1846.

Korschelt : Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier; Zeit. f. wiss. Zool., XLV Bd.

Landois : Arch. f. Mik. Anat., 1866.

Lespès : Ann. d. Sc. nat., 4e série, T. III, 1855.

Antonii Leeuwenhoek : Reg. soc. anglic. soc. arcana naturæ detectæ. Edit. novissima, auctior et correctior, Lugd. Batav., 1822.

Leeuwenhoek : Observatio de natis e semine genitali animalculis; Philo sophical transactions, nº 112, 1677. T. XII, p. 1040.

F. Leydig : Traité d'histologie comparée.

F. Leydig : Untersuchungen z. Anatomie und Histologie der Thiere; Bonn, 1883, p. 56 et pp. 117 et 571.

» Beiträge um fein. Bau der Arthropoden; Müller's Archiv, 1855.

Liljeborg : De Crustaceis ex ordinibus tribus : cladocera, ostracoda et copepoda in Suevia occurentibus. Lund., 1853.

P. Mayer : Zur Entwicklung der Dekapoden; Jenaïsche Zeit. f. Naturw., 1877.

Mayer : Zeit. f. wiss. Zool., Bd. I, 1849.

Metschnikoff : Arbeiten der erst. Versammlung der russischen Naturforscher, 1868, Alth. der Anatomie und Physiologie, § 56.

Milne-Edwards : Ann. des Sc. nat., 2e série, T. XVIII, p. 331, 1842.

S. Minot : Journal de micrographie de Pelletan, 1841, p. 71 et 199.

Needham : Account of some new microcospical observations, 1745. Trad. franc., Leyde, p. 44, Pl. 3 et 4.

Newport : On the impregnation of the ovum in the amphibia; Philos. trans., 1850.

Nusssbaum : Archiv. f. mik. Anat., 1884; Ueb. die Veränderungen, etc., p. 207.

Pagenstecher : Beiträge zur Anatomie der Milben, Leipsig, 1860 61.

Peltier : Institut, 1838, et C. R., 1840.

Peters : Müller's Archiv, 1842, p. 331.

A. Prenant : Étude sur la structure du tube séminifère des mammifères; Paris, 1887, Savy.

» Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie; La Cellule, T. III, fasc. 3.

Prévost et Dumas : Ann. des Sc. nat., tomes I et II, 1824.

Prévost : Recherches sur les animalcules spermatiques; C. R. de l'Ac. des Sc., 1840, T. 81.

Quatrefages : Expériences sur la fécondation artificielle des œufs d'Hermelle et de Taret; Ann. des Sc. nat., 5e série, 1850, T. XIII.

Reichert : Bericht über die Leistungen, etc.; Müller's Archiv; 1847, p. 17.

Renson : Archives de Biologie, 1882.

Sabatier : C. R. de l'Ac. des Sc., 9 Février, 1885.

» » » » 17 Avril, 1882.

» » » » 29 Janvier, 1882.

Schurig : Spermatologia, 1720.

Schweigger-Seidel : Arch. f. mik. Anat., 1865, p. 309, Pl. XIX.

Spichardt : Beiträge z. Entwick. der männlichen genitalien und ihrer Ausfurgänge bei Lepidopteren; Verh. d. nat. Ver. Jahrg. XXXXIII, 5, Folge, III Bd.

Stein : Uber die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden; Müller's Arch., 1842, p. 238.

Stein : Vergleichende Anatomie der Insekten, 1847, p. 108.

F. Stuhlmann : Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und der Spermatogenese der Cypriden, (Aus dem zoologischen Institut zu Freiburg i. B.)

Swammerdam : Biblia naturæ, p. 353, Pl. 7.

O. Terfve : Recherches sur la spermatogénèse chez Asellus aquaticus, p. 26.

P. J. Van Beneden : Recherches sur la faune littorale de Belgique; Mém. de l'Acad. de Belgique, T. XXXIII, p. 51.

W. Voigt : Ueber Ei und Samenbildung bei Branchiobdella; Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut, Würzburg, 1885. VII Bd.

Von Ebner : Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoïden, Leipzig, 1871.

Von Siebold : Neuesten Schriften der naturf. Geselsch. zu Dantzig, 1839, T. III, Heft 2, p. 36.

» Müller's Archiv, 1836, p. 30. — Ueber die Spermatozoïden der Locustinen; Nov. Act. Acad. C. L. C. nat. Curios., T. XXI, p. 250, Pl. XIV, 1845.

Rud. Wagner : Müller's Archiv, 1836, p. 225.

Wagner et *Leuckart* : Todd's Cyclopædia of Anatomy, London, 1852, art. Semen.

Weismann : Zeit. f. wiss. Zool., 1864.

Wielowiejski : Archives slaves de biologie, 1886. Fascicule 7, Tome II, p. 30.

Zacharias : Botan. Zeitung, 1881, p. 827 et 846.

Zenker : Ueber Asellus aquaticus; Arch. f. Naturgeschichte, 1852.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GROUPES ET DES ESPÈCES.

	1er MÉMOIRE.	2e MÉMOIRE.	3e MÉMOIRE.
Acanthonyx lunulatus,		164	
Agelena labyrinthica,	130, 134		
Agrion,	97		
Allorchestes Nilssonii,	167		
Amblyteles oratorius,	127		
Amphipodes,	161	112	
Anilocra mediterranea,	160, 161		
Anomala,	83		
Anthoceros,	48		
Aphides,	20, 31		
Aphrophora,	123, 125, 135		
Arachnides,	128		
Aranéides,	18		
Arctia fuliginosa,	26		
Arion rufus,	83		
Armadillo asellus,	160		
Asellus aquaticus,	18, 23, 31, 140, 145, 150, 152, 156, 158	89	36
Astacus fluviatilis,		91, 119, 123, 135, 138	
Atax,			7
Balanus ovularis,		198	
Balanus perforatus,		198, 201	
Blaniulus guttulatus,			
Blatta,	115		
Blatta orientalis,	98		
Bombus,			9
Bombyx,	66		
Bombyx mori,	73		
Brachyures,		172	
Buthus occitanus,	130		
Calosoma inquisitor,	85, 127,		
Carabus auratus,	84, 93,		
Carabus auronitens,	84, 93,		
Carabus purpurascens,	84, 93,		

	1er MÉMOIRE.	2e MÉMOIRE.	3e MÉMOIRE.
Carcinus mænas,		123, 161, 173	
Carides,		184	46
Céphalopodes,	27		
Cercopis spumaria,	29, 125		
Chelonia,	58, 59		
Chilognathes,	28	203	
Chilopodes,	39	208	
Cincinnura,	28		
Clibanarius misanthropus,		123, 154, 157	
Clubiona,	134, 138	174	48
Coléoptères,	13, 28, 73		
Cossus,			22, 26
Crangon vulgaris,		184	
Crangon cataphractus.		184	
Crustacés,	22, 140	83	
Cyclops castor,	28		
Cypris punctata,			13
Cypris monacha,			13
Cyprois,	25, 31		
Décapodes,		115	
Decticus verrucivorus,	16, 28, 97, 100, 115, 117, 122, 126	191	
Diptères,	25, 31, 94		
Dorippe lanata,		123, 164	
Dromia vulgaris,		123, 164	
Ecrevisse,	25, 31		
Edriophthalmes,	22, 27, 140	83	
Eimeria,			40
Epeira,	18, 134		
Ethusa mascarone,		123, 165, 186	
Eupagurus meticulosus,		174	
Eupagurus Prideauxii,		119, 121, 123, 156, 174	
Feronea anthracina,	74, 76, 81, 92, 93		
Feronea nigerrima,	76, 77		
Forficula,	97, 115		
Galathea squammifera,		119, 121	
Galathea strigosa,	28	123, 160	
Gamasides,			
Gamasus,			9
Gammarus locusta,		112	36
Gammarus pulex,	140, 161, 162, 163, 164, 165, 166		
Geophilus,	39, 54		
Geotrupes,	83, 125		
Glomeris,	39, 311		45, 47

	1er MEMOIRE.	2e MÉMOIRE.	3e MÉMOIRE.
Grenouille,	24		
Grillon,	28		
Gryllotalpa,	97		
Gryllus,	97, 115, 116, 117		
Helix,	20, 21		
Helops caraboïdes,	79, 87, 91, 92, 126		46
Hémiptères,	123		
Hippoboscides,	94		
Homarus vulgaris,		123, 148	
Hydrometra,	123		
Hydrophilus piceus,	74, 77, 80		
Hydrophora,	96		
Idotea entomon,		112	
Idotea hectica,	160	112	
Idotea tricuspidata,	160	112	
Ilia nucleus,		172, 173	
Inachus scorpio,		123, 162, 172, 173	
Insectes,	12, 19, 23		
Isoctes,	48, 56		
Isopodes,	13, 30, 31, 140	89	
Iulides,		206	
Iulus,	39	203, 207	
Iulus sabulosus,		206, 207	
Ixodides,			7, 12
Ixodes testudinis,			7
Ixodes ricinus,			7
Lampyris noctiluca,	83		
Lepas anatifera,		198, 202	
Lepas pectinata,		198	
Lépidoptères,	13, 17, 29, 30, 58		
Libellula,	12, 97		
Libellula depressa,	103, 114, 115, 131, 135, 139		54
Libellulides,	97		
Liparis,	58		
Lithobius,	17, 32, 39, 40, 69, 70, 71, 125		32, 35
Locusta viridissima,	28, 97, 115		
Locustides,	16, 22, 29, 31, 37		
Loricera,	87, 91, 92		
Lucilia cæsar,	94		
Lupa hastata,		172, 173	
Lycosa,	134		
Lysianassa spinicornis,	167		
Lysmata seticaudata,		184, 187	

	1er MÉMOIRE.	2e MÉMOIRE.	3e MÉMOIRE.
Maja verrucosa,		123, 126, 135, 162, 172	
Meconema,	115		
Meloe variegatus,	79		
Melolontha,	19, 83		
Mucor,	31		
Myriapodes,	16, 29, 39,	203	
Mysis,		193	
Necrophorus,	83		
Necrophorus variegatus,			9
Necrophorus germanicus,			10
Nepa,	123 125,		
Névroptères,	126		
Nika edulis,		184	
Notonecta glauca,	123, 125		
Œdipoda,	115		
Oiseaux,	12, 13		
Omasius leucophthalmus,	28		
Oniscus asellus,	140, 142, 156, 157		36
Oniscus granulatus,	160		
Oniscides,		103	
Ornithobia cervi,	94, 95, 97		19
Orthoptères,	97		
Orthospora,			40
Pagiura,	28		
Paguristes maculatus,		119. 121, 123, 158	
Pagurus bernhardus,	28		
Pagurus callidus,		123, 151, 174, 175	
Pagurus striatus,		123, 151, 174, 175	
Palemon rectirostris,		118	
Palemon vulgaris,		184	
Paludina vivipara,	160		
Panorpa,	126		
Periplaneta orientalis,	115		
Phalangides,	21, 30		
Phalangium longipes,	139		
Phryganea pilosa,	126		
Pieris brassicæ,	32, 72		
Pimpla manifestator,	126		
Poissons,	12		
Polydesmus complanatus,	39	203, 205	30, 46
Porcellana platycheles,		121, 169, 172	
Porcellio dilatatus,		110	18
Portunus holsatus,		173	
Portunus depurator,		173	
Procrustes coriaceus,	84		

	1er MÉMOIRE.	2e MÉMOIRE.	3e MÉMOIRE.
Ranatra linearis,	19		
Saltatoria,	97, 116		
Scolopendra dalmatica,		183, 208	
Scolopendra morsitans,			55
Scolopendrides,	28	308	
Scorpion,	20, 25, 31		
Scyllarus,		121	
Silpha thoracica,	93		
Sphæroma fossarum,	160		
Sphæroma serratum,	160		
Sphinx porcellus,	19		
Sphodrus terricola,	28		
Spirulura,	28		
Squilles,		188	
Stenorhynchus phalangium,		123, 164	
Stomatopodes,		188	
Sycionia sculpta,		184	
Tegenaria atrica,	129, 130, 134		48
Tenebrio,	19		
Tenthredo,	126		
Tetragnatha,	23, 128, 129, 131, 132, 135, 137, 138		
Tetranychus,			7
Tettigonia,	28, 125		
Thamnidium,	96		
Trombidium fuliginosum,			7
Vannessa urticæ,	18, 58		
Velia currens,	123, 125		
Xantho rivulosus,		123, 126, 136, 164	
Yponomeuta variabilis,	72		

TABLE DES MATIÈRES

PREMIER MEMOIRE.

INTRODUCTION.

PAGES

I. **Division adoptée dans ce travail** 11
II. **Historique de la spermatogénèse en général** 12
III. **Historique de la spermatogénèse des arthropodes** . . . 16
Première étape : Évolution des cellules-mères 16
Deuxième étape : Formation des spermatozoïdes 22
Troisième étape : Spermatophores 27
Résumé 29
IV. **Terminologie.**
Cellules spermatiques 32
Métrocytes ou cellules-mères 33
Métrocytes primordiales 34
Tête du spermatozoïde 35
Segment procéphalique 36
Noyau femelle 36
Spermatophores 36
Capsules à spermatophores 37

PREMIÈRE PARTIE.

OBSERVATIONS.

I. MYRIAPODES

Chilopodes 39
Aperçu historique 39
Méthode 40
Première étape.
Description des métrocytes 41
1. Protoplasme 41
2. Noyau 41
3. Membrane 42

Contenu du testicule 42
Genèse des cellules spermatiques 43
Résumé 48
Deuxième étape.
1° Changement de forme de la cellule spermatique 49
2° Différentiations internes 49
a) Phénomènes qui ont pour siège le noyau 49
b) Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . . 51
1. Fil axial 51
2. Spirale 52
Résumé 54
Troisième étape.
Lithobius — pas de spermatophores 54
Geophilus — spermatophores 55

II. INSECTES.

Caractères des trois étapes. — Division 56
Méthode 56

A. *Lépidoptères.*

Remarques préliminaires 58
Première étape 59
Résumé 67
Deuxième étape 68
I. Changement de forme de la cellule spermatique. . . . 68
II. Différentiations internes. 69
a) Phénomènes qui ont pour siège le noyau 69
b) Phénomènes ayant pour siège le protoplasme 70
Élément femelle 71
Résumé 72
Troisième étape 73

B. *Coléoptères.*

Remarques préliminaires 73
Première étape. 74
Résumé 77
Deuxième étape 78
I. Changement de forme des cellules spermatiques. . . . 78
II. Phénomènes internes 80
A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau 80
B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . . 81
Élément femelle 82
Résumé 83
Troisième étape 84
1° Dissociation des spermatozoïdes 84
2° Groupement en spermatophores 84

A. Spermatophores en bouquet. 84
B. Spermatophores filamenteux. 87
Mouvements des spermatophores 92
Sort des spermatophores 93

C. *Diptères.*

Remarques préliminaires 94
Première étape. 94
Deuxième étape 96
Troisième étape 97

D. *Orthoptères.*

Remarques préliminaires 97
Première étape. 97
Deuxième étape. 99
I. Changement de forme de la cellule spermatique . . . 100
II Différentiations internes. 103
A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau 103
B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . . 112
Noyau femelle 115
Résumé de la deuxième étape 115
Troisième étape 123

E. *Hémiptères.*

Première étape. 123
Deuxième étape. 123
Élément femelle 125
Troisième étape 125

F. *Névroptères.*

G. *Hyménoptères.*

III. ARACHNIDES.

Remarques préliminaires 128
Première étape. 128
Deuxième étape 131
I. Changement de forme de la cellule spermatique. . . . 131
II. Différentiations internes. 132
A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau 132
B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . . 137
Troisième étape 138

IV. CRUSTACÉS.

A. *Crustacés édriophthalmes.*

Remarques préliminaires 140
Méthode 241

1° Isopodes { Oniscus asellus 142
Asellus aquaticus 142
Deuxième étape 142
Troisième étape 145
I. Changement de forme de la cellule spermatique . . . 145
II. Différentiations internes 151
A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau 151
B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . . 155
Troisième étape 157
Constitution du spermatozoïde adulte 157
État des spermatozoïdes adultes 158
Autres isopodes 160
2° Amphipodes 161
Première étape 161
Deuxième étape 162
I. Changement de forme de la cellule spermatique . . . 162
II. Différentiations internes 162
A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau 162
B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . . 165
Noyau femelle 165
Troisième étape 166
Constitution des spermatozoïdes 166
État des spermatozoïdes 166
Autres amphipodes 167
Explication des planches 169
Errata 188

DEUXIÈME MÉMOIRE.

Crustacés édriophthalmes (suite).

Remarques préliminaires 83
Méthode 84
1° *Isopodes* 89

Asellus aquaticus.

Première étape 89
Résumé 94
Remarque 95
Deuxième étape 95
Résumé 101
Troisième étape 103
Oniscides 103
1° Multiplication des métrocytes et genèse des cellules spermatiques . 104
2° Genèse des faisceaux de spermatozoïdes 106
3° Plasmodium et noyaux allongés 109
Autres espèces 111
2° *Amphipodes* 112
Étude de la première étape à l'aide de coupes transversales . . . 112

B. *Décapodes.*

Travaux antérieurs 115
Première étape 115
Grobben 115
Herrmann 117
Nussbaum 117
Sabatier 117
Deuxième étape 118
Grobben 118
Herrmann 119
Nussbaum 121
Sabatier 121
Troisième étape 121
Grobben 121
Observations personnelles 122
Remarques préliminaires 122

Premier groupe.

Résumé des observations 124
Première étape 125
Remarques sur les observations antérieures 136
Deuxième étape 137
Remarques préliminaires 137

Astacus fluviatilis,

A. Modifications du protoplasme 139
1° Vésicule 139
2° Tigelle 144
3° Prolongements plasmatiques 145
B. Modifications du noyau 146
1° Changements de forme 146
2° Modification du contenu nucléaire 146

Homarus vulgaris.

A. Modifications du protoplasme 148
1° Vésicule 148
2° Tigelle 150
3° Prolongements plasmatiques 150
B. Modifications du noyau 151
1° Changements de forme 151
2° Modifications internes 151

Pagurus callidus. — Pagurus striatus.

A. Modifications du protoplasme 151
1° Vésicule 151
2° Tigelle 153
3° Prolongements 155
B. Modifications du noyau 155
1° Changements de forme 155
2° Modifications du contenu 155

Eupagurus Prideauxii.

A. Modifications du protoplasme 156
1° Vésicule. 156
2° Tigelle 156
3° Prolongements 156
B. Modifications du noyau 157

Clibanarius misanthropus.

A. Modifications du protoplasme 157
1° Vésicule 157
2° Tigelle 157
3° Prolongements 158
B. Modifications du noyau 158

Paguristes maculatus.

A. Modifications du protoplasme 158
1° Vésicule. 158
2° Tigelle 159
3° Prolongements 160
B. Modifications du noyau 160

Galathea strigosa.

Carcinus mœnas.

A. Modifications du protoplasme 160
1° Vésicule. 161
2° Tigelle 161
3° Prolongements 162
B. Modifications du noyau 162

Inachus scorpio.

Maja verrucosa.

A. Modifications du protoplasme. 163
1° Vésicule. 163
2° Tigelle 164
3° Prolongements 164
B. Modifications du noyau 164

Stenorhynchus phalangium.

Xantho rivulosus.

Acanthonyx lunulatus.

Dromia vulgaris.

Dorippe lanata.

Ethusa mascarone.

Remarque 166
Troisième étape 166
Constitution des spermatozoïdes 166
Comparaison des spermatozoïdes 168

Etat des spermatozoïdes 169
Spermatophores 171
1° Capsules libres 172
Description 172
Genèse 173
2° Capsules pédiculées 174
Description 174
Genèse 175
Remarques sur le mécanisme de la formation des spermatophores . . 181

Deuxième groupe : Carides.

Remarques préliminaires 184
Première étape 184
Deuxième étape 185
I. Changement de forme de la cellule spermatique . . . 185
II. Modifications internes 186
A. Noyau 186
B. Protoplasme 186
Troisième étape 187
Remarques 188

C. *Stomatopodes.*

Première étape 188
Deuxième étape 189
A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau . . . 190
B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme . . 191
Remarques 191
Troisième étape 192

D. *Schizopodes.*

Remarques préliminaires 193
Première étape 194
Deuxième étape 194
I. Changement de forme de la cellule spermatique . . . 194
II. Modifications internes 195
A. Noyau 195
B. Protoplasme 196
Troisième étape 196
Remarques. 197

E. *Cirripèdes.*

Remarques préliminaires 198

Lepas anatifera.

Première étape 198
Deuxième étape 199
I. Changement de forme de la cellule spermatique. . . . 199
II. Modifications internes 200
A. Noyau 200
B. Protoplasme 200
Remarques 200
Troisième étape 201

Balanus perforatus.

Première étape 201
Deuxième étape 201
Troisième étape 202

MYRIAPODES (suite).

1° Chilognathes 203

Glomeris marginata.

Première étape 203
Deuxième étape 204
. Changement de forme de la cellule spermatique. . . . 204
II. Modifications internes 204
A. Noyau 204
B. Protoplasme 205
Troisième étape 205

Polydesmus complanatus.

Première étape 205
Deuxième étape 205
Troisième étape 206
Iulides 206
Iulus, première espèce 207
Iulus, deuxième espèce 207
Iulus sabulosus 207
Blaniulus guttulatus. 207
2° Chilopodes 208

Scolopendra dalmatica.

Remarques préliminaires 208
Première étape 208
Deuxième étape 210
I. Changement de forme de la cellule spermatiqne . . . 210
II. Modifications internes 211
A. Noyau 211
B. Protoplasme 214
Troisième étape 214

TROISIÈME MÉMOIRE.

ACARIENS.

Aperçu historique 7
Première étape 8
Deuxième étape 8
Troisième étape 12
Résumé 12

DEUXIÈME PARTIE.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Introduction 15

I. Aperçu synthétique.

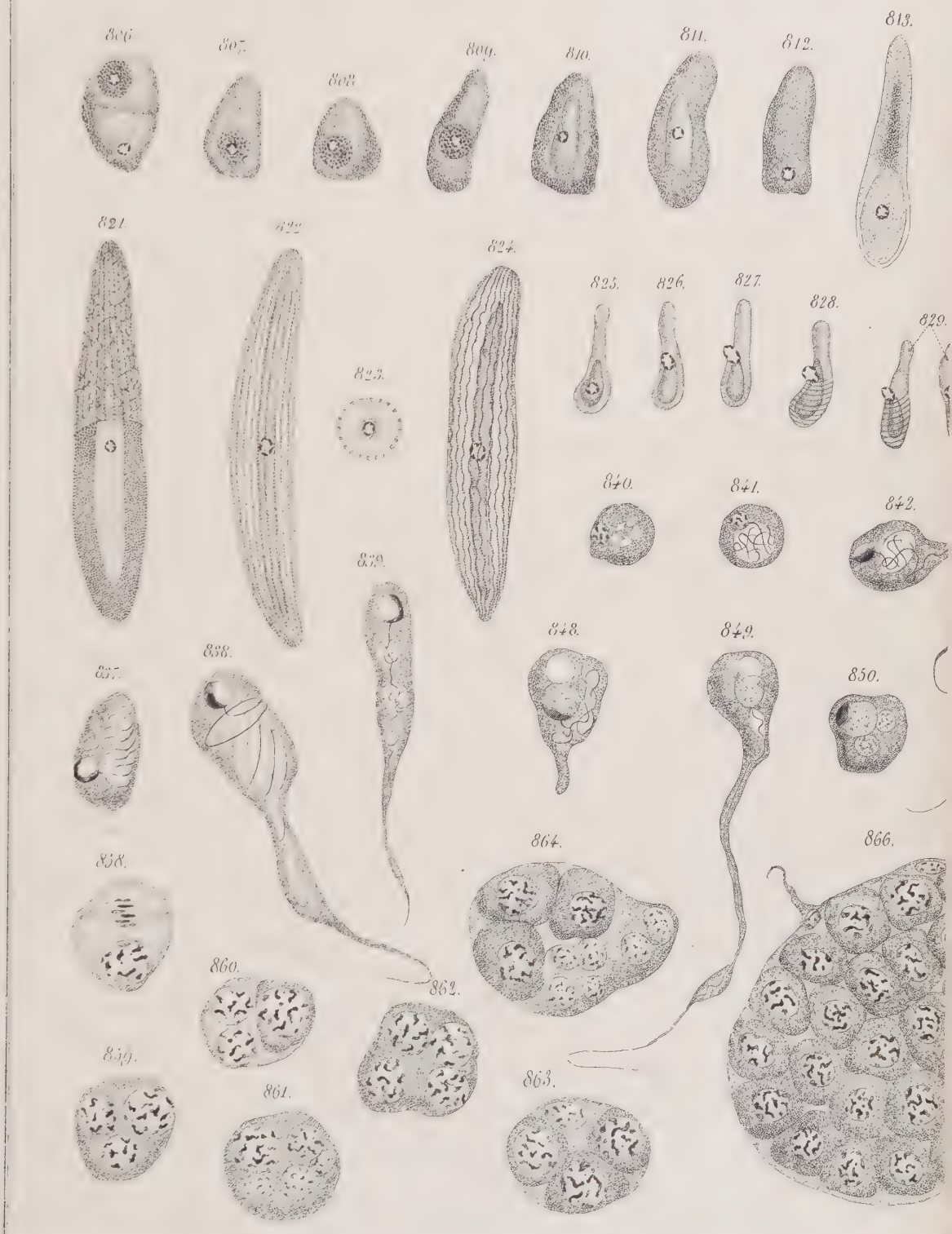
Première étape 15
Coup d'œil général et division 15
1° Caryodiérèse 17
2° Plasmodiérèse 18
3° Rapports entre la caryodiérèse, la plasmodiérèse et la division de la membrane 18
1r Cas : segmentation binaire 18
2e Cas : segmentation endogène 29
3e Cas : Division simultanée 20
Remarques 22
1° La genèse des colonies de dernière génération . . . 22
2° La genèse des métrocytes aux dépens d'un plasmodium chez les décapodes et les stomatopodes 39
3° La genèse du spermatozoïde par simple différentiation . . 39
4° La genèse particulière des cellules-spermatozoïdes des isopodes . 31
5° Genèse anticipée de certains détails des spermatozoïdes dans les métrocytes. 32
6° Phénomènes particuliers qui signalent la première étape chez certains animaux. 35
A. Plasmodium proliférateur des décapodes et stomatopodes . 36
B. Fusion plasmodique des édriophthalmes 36
C. Apparition et signification du noyau satellite ou femelle et de la masse de protoplasme qui l'accompagne . . . 37
Résumé 43
Deuxième étape 44
I. **Changement de forme de la cellule spermatique** . . . 45
1° Élongation 45
2° Modifications dues au développement spécial d'une vacuole . . 46
3° Formation de prolongements 46
4° Déformation faible 46
II. **Phénomènes internes** 46
1° Noyau 47
A. Disparition totale 47
B. Conservation intégrale du noyau dans son état primitif . . 47
C. Dissolution de la membrane et dispersion de l'élément nucléinien dans le protoplasme 47
D. Remaniement complet de sa structure 48
1° Le contenu devient homogène 48
a) Par fusion des fragments nucléiniens 48
b) Par dissolution 48
c) Par déroulement ou étirement 49
2° La membrane se comporte diversement 49
Remarques 50

2° Protoplasme 51
A. Différentiation légère 51
B. Disparition apparente 51
C. Développement spécial d'une vacuole du cytoplasme . . 52
D. Rebords circulaires des iules 53
E. Prolongements filamenteux 53
F. Queue sans fil axial 54
G. Segment procéphalique 54
H. Fil axial ou hampe 55
I. Détails particuliers de la couche externe du cytoplasme . . 62
Résumé 62
Troisième étape 63
A. Constitution des spermatozoïdes 63
1° Forme extérieure 63
2° Noyau 63
3° Protoplasme 64
B. État des spermatozoïdes 65
1° Spermatozoïdes libres 65
2° Spermatophores 66
A. Spermatophores primaires 66
B. Spermatophores secondaires 67
Résumé 68

II. Conclusions.

Remarques générales 69
Critique des lois de la spermatogénèse énoncées par les auteurs : Kölliker, Reichert et Henle, Schweigger-Seidel, de la Valette St. George et Balbiani . 70
Coup d'œil synthétique sur les trois étapes 74
Première étape 75
Deuxième étape 75
Troisième étape 76
Conclusion : il est impossible actuellement d'énoncer la loi générale de la spermatogénèse 76

Gamasides. Helops. Necropho



Gust Gilson, ad nat. del.

Lith. Ch. Dumo

…rus. Locusta. Cossus. Arctia.

…nt à Louvain. Alex. Jecs. sc.

LA SPERMATOGÉNÈSE CHEZ LES CHÉTOGNATHES

PAR

Arthur BOLLES LEE.

PRÉLIMINAIRES

Plusieurs motifs ont concouru pour m'engager à entreprendre l'étude de la spermatogénèse chez les Chétognathes. L'extrême transparence des tissus de ces animaux invite à l'examen, et semble promettre de grandes facilités dans la confection des préparations. Puis, me rappelant que dans certains groupes d'animaux les processus de la spermatogénèse se déroulent de façon à offrir un facies caractéristique, j'avais espoir que la connaissance de ces phénomènes chez les Chétognathes pourrait fournir quelques indications qui jetteraient un peu de jour sur la question si obscure de la position systématique de ce groupe singulier et intéressant.

Mais le motif principal a été le désir de contrôler les assertions positives de Grassi (1), affirmant que les spermatozoïdes adultes des Chétognathes » n'ont pas de vraies têtes », et qu'il paraît » certain que le noyau ne se transforme pas directement en une partie quelconque du spermatozoïde. » Qui ne voit en effet la portée de pareilles déclarations? La théorie de la fécondation, qui est encore, il est vrai, à établir sur les bases solides de l'observation comparée, ne doit-elle pas être toute autre que ce qu'elle paraît devoir être en ce moment, si nous nous trouvons en présence d'un seul cas bien démontré où le noyau du spermatide, plus ou moins transformé peut-être, mais conservant toujours les caractères essentiels du noyau, n'entre pas à titre important dans la constitution du spermatozoide?

Disons tout de suite que, d'après nos observations, les spermatozoïdes des *Sagitta* possèdent une » tête » parfaitement normale et dérivant, comme d'habitude, du noyau du spermatide (2); dans la suite de ce travail nous étudierons les apparences qui ont induit en erreur le savant italien, ainsi que plusieurs autres détails qui ne manqueront pas, je crois, d'intéresser le lecteur.

(1) Grassi. *Die Chaetognathen*, Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 1883, pp. 93 et 95.

(2) Je suis les auteurs allemands les plus récents en appellant «spermatide» la cellule qui se transforme directement en spermatozoïde.

HISTORIQUE

L'historique de la spermatogénèse des Chétognathes se trouve comprise entièrement dans la monographie bien connue de O. Hertwig (1), et le travail précité de Grassi. Hertwig n'a pas étudié la spermatogénèse proprement dite, c'est-à-dire l'évolution des spermatides, ni même la manière d'être des générations successives de spermatocytes, mais il donne des renseignements précieux sur les cellules sexuelles primordiales; j'aurai l'occasion de les rappeller plus tard.

Voici en résumé les résultats de Grassi. Chez les très jeunes *Sagitta*, chaque testicule est composé d'une cellule multinucléée à noyaux très petits. Cette cellule donne naissance à des cellules à noyaux très volumineux, autour desquels se voient des »granules» qui noircissent par l'acide osmique.

Qu'il me soit permis de dire ici que je ne comprends pas du tout quelles images Grassi peut avoir eues sous les yeux alors qu'il a décrit ce stade; j'ai bien trouvé à plusieurs reprises, dans le cytoplasme des spermatocytes, des granules nombreux et volumineux, qui se coloraient par le dahlia ou le violet de gentiane, et qui par leur aspect m'ont vivement rappelé les granules cellulaires d'Altmann(2); mais ces granules ne noirçissaient pas par l'acide osmique; ils n'étaient présents qu'à titre d'exception dans quelques préparations, et il me semble que, pour le moment, il est préférable de les regarder comme étant dûs à un accident de préparation, peut-être à un mode de coagulation particulier de l'enchylème, pendant ou avant la fixation cytoplasmique; ce que du reste on peut bien, jusqu'à plus ample informé, admettre pour les curieux granules des intéressantes préparations d'Altmann.

Le stade suivant montre, selon Grassi, des cellules comme les dernières, mais rassemblées en amas, ou »cumuli». Ces cumuli se détachent du cordon cylindrique qui forme le testicule proprement dit, et tombent dans la cavité testiculaire. Puis les noyaux de ces cellules se farcissent de bâtonnets »s'infarciscono di bastoncini», et se colorent vivement par les réactifs; Grassi nous informe que ces bâtonnets ne sont pas des parasites (sic!), et il soupçonne qu'ils jouent quelque rôle dans la multiplication cellulaire.

(1) O. Hertwig : *Die Chaetognathen*, Jena, 1880.

(2) Altmann : *Studien über die Zelle*, 1 Hft., 1886.

Ensuite les cumuli émettent des processus filiformes; ces processus se réunissent en faisceaux, de manière à donner à la plupart des cumuli la forme de fuseau. Plus tard, le protoplasme *et les noyaux* des cellules de ces amas diminuent peu à peu de volume, »et finissent par disparaître entièrement. Ainsi, ce sont les processus protoplasmiques qui deviennent les spermatozoïdes, il paraît certain que le noyau ne se transforme pas directement en une partie quelconque du spermatozoïde.»

Conformément à cette manière de voir, Grassi trouve que les spermatozoïdes adultes n'ont pas de » tête ».

Il trouve, comme du reste Hertwig l'avait trouvé avant lui, qu'à un moment qui précède la maturité complète, les spermatozoïdes de certaines espèces présentent une striation transversale qui rappelle beaucoup celle des muscles. Je pense que le lecteur trouvera intéressantes les quelques explications que je suis en mesure de donner à propos de ce phénomène.

Méthodes. J'ai employé les méthodes ordinairement usitées en cytologie aujourd'hui, consistant d'une part dans l'étude de coupes et de l'autre dans l'étude de préparations dissociées, vivantes ou traitées par les réactifs. Il est cependant un ou deux points qu'il pourra être utile de signaler.

Pour la fixation des sagittes destinées à être mises en coupes, les mélanges chromiques (liqueur de Flemming, etc.), ainsi que le chlorure de platine, m'ont constamment donné de mauvais résultats, en provoquant des hernies soit dans la région testiculaire, soit dans la région des ovaires. Ces hernies paraissent être la suite de contractions musculaires excessivement violentes causées par une action irritante de ces liquides fixateurs. J'ai déjà signalé cette action des liquides chromiques pour le cas des némertiens (1). Le sublimé corrosif et l'acide nitrique d'Altmann n'ont pas cet effet, et l'un et l'autre donnent de bonnes préparations.

Je voudrais appeler l'attention des observateurs sur l'importance de l'étude des éléments cellulaires à l'aide de réactifs colorants *intra vitam*. C'est un point sur lequel de la Valette St-George a déjà insisté avec raison à plusieurs reprises. Suivant les conseils de cet observateur, j'ai employé des solutions de dahlia ou de violet de gentiane dans l'eau de mer, solutions dans lesquelles les éléments spermatiques vivent longtemps sans altération, et se colorent faiblement, mais cependant d'une manière utile. Le dahlia et le violet de gentiane étant extrêmement peu solubles dans l'eau de mer,

(1) Recueil Zoologique Suisse, t. 4, p. 418.

on peut convenablement préparer les solutions en ajoutant à une quantité considérable d'eau de mer une ou deux gouttes d'une solution concentrée du réactif colorant dans l'eau distillée; on obtient ainsi une solution un peu plus chargée de matière colorante que celle qui se fait directement dans l'eau de mer.

La fixation des spermatozoïdes évoluants est chose très difficile, à cause de la contractilité extrême de ces éléments. Deux réactifs seuls m'ont permis d'atteindre le but d'une manière constante; ce sont, l'acide osmique à 2 o/o, et le permanganate de potasse de DU PLESSIS. Ce dernier réactif fixe admirablement, et serait d'un grand secours en histologie, n'était qu'il s'oppose à la coloration subséquente par les colorants nucléaires.

Les préparations fixées par l'acide osmique à 2 o/o rendent également à peu près nugatoire le traitement par les colorants nucléaires; on peut cependant utiliser des préparations ainsi fixées, en les traitant pendant un instant par une solution faible d'acide pyrogallique, qui, en se combinant avec l'osmium, colore instantanément les tissus en un noir bleu magnifique. De pareilles préparations peuvent souvent être montées avec avantage dans le milieu de STEPHENSON (1). Ce médium a l'avantage de permettre l'inclusion des tissus dans un milieu de n'importe quel indice de réfraction jusqu'à 1,68, *sans les déshydrater*. J'ai trouvé qu'une solution à 5 o/o est utile, mais l'observateur ne doit pas négliger de varier la concentration de ses solutions, selon l'effet optique qu'il désire obtenir. La conservation des tissus est excellente; malheureusement les colorations ordinaires ne se conservent pas dans ce milieu.

La solution d'hydrate de chloral à 5 o/o est un liquide qui convient très bien pour la conservation des éléments dissociés. Il me semble toujours que ce liquide exerce à la longue sur les cellules conservées une action analogue à celle d'une légère digestion; l'enchylème cytoplasmique s'éclaircit et met très bien en évidence la disposition du « réticulum ».

Les cellules sexuelles primordiales.

Les cellules sexuelles primordiales de la *Sagitta* sont connues, grâce à la brillante monographie de O. HERTWIG(2), à laquelle j'emprunte le résumé

(1) Voyez mon *Microtomist's Vade-mecum*, p. 240; j'ai malheureusement supprimé la formule de ce médium dans l'édition française.

(2) O. HERTWIG : *Die Chaetognathen*, p. 81.

suivant, que le lecteur sera sans doute content d'avoir sous les yeux. Je n'ai pu moi-même faire des observations sur ce sujet intéressant, parce que je n'ai pu obtenir des pontes en assez bon état pour me fournir des embryons.

Les cellules sexuelles primordiales se reconnaissent à une époque très peu avancée de l'évolution embryonnaire. Déjà »au moment où le fond de » la cavité gastrulaire commence à s'élargir,» dit HERTWIG, » on aperçoit » dans l'entoderme deux cellules (PL. I, FIG. 1) qui se touchent et qui sont » situées exactement au pôle aboral vis-à-vis du blastopore, et qui se font » remarquer au premier coup d'œil par leurs dimensions, étant de beau- » coup les plus volumineuses de toutes les cellules embryonnaires de ce » stade. Mais ce qui les rend surtout remarquables, ce sont leurs grands » noyaux vésiculeux, munis de plusieurs nucléoles. Ce sont les cellules » sexuelles primitives. «

Ces cellules sortent de l'endoderme et se divisent, formant d'abord un nodule protoplasmique, dans lequel aucun contour cellulaire n'est visible, mais dans lequel on reconnaît quatre gros noyaux vésiculeux rangés selon l'axe transversal de l'embryon. Les contours cellulaires se reconstituent, et les quatre cellules sexuelles se voient au stade suivant, FIG. 2, portées en avant par le plissement bien connu de l'endoderme qui divise l'archentéron en trois cavités, une médiane et deux latérales. Tant que ces cellules demeurent rangées en une ligne droite selon l'axe transversal de l'embryon, ce sont les deux cellules médianes qui représentent les futurs testicules, les deux latérales deviendront les ovaires. On constate ensuite que les deux cellules latérales sont poussées vers la région céphalique de l'embryon, et s'insinuent dans la cavité cœlomique, entre les feuillets pariétal et viscéral, pour y donner naissance aux ovaires, pendant que les cellules médianes restent en arrière, portées sur les lèvres du soulèvement endodermique. Par ce moyen, les quatre cellules primordiales arrivent à occuper les quatre coins d'un espace quadrangulaire, et on les retrouve dans ces positions relatives, encore après l'éclosion de la larve; les cellules femelles se trouvent immédiatement en avant du septum transversal, les cellules mâles immédiatement en arrière de ce septum, toutes étant appliquées par une large base contre la paroi du corps, et faisant saillie dans le cœlome, du côté duquel elles sont recouvertes par un mince revêtement de cellules endothéliales, FIG. 3.

» Ainsi, chacune des deux cellules sexuelles primordiales réunit en » elle-même le matériel du futur ovaire et du futur testicule, dont la sépa- » ration a lieu lors de la première division de cette cellule. «

Les Polyplastes (1).

Au stade le plus jeune que j'aie observé, le futur testicule des chétognathes consiste en un petit amas épithélial formé d'un très petit nombre de cellules, et semblable en tous points au rudiment de l'ovaire. Un peu plus tard, le testicule a pris la forme d'un cordon cylindrique qui longe le côté de la cavité du segment caudal. Ce cordon s'accroît en arrière et en avant, et finit par se recourber en avant vers la ligne médiane en se serrant contre le septum transversal; il est épaissi en cet endroit de manière que la portion recourbée a la forme d'une crosse de pistolet. C'est à ce moment que commence la formation des polyplastes, dont nous allons parler. Je ne donne pas de dessins de ces trois premiers stades parce que j'ai négligé de les prendre sur des préparations fraîches, et je pense que la reproduction de mes préparations au baume n'aurait pas grand intérêt pour le lecteur.

Ces polyplastes, dont je n'ai pu suivre la genèse, ressemblent en tous les points essentiels à ceux du *Lumbricus* (2). Ils sont composés d'une couche superficielle de noyaux entourant un espace central rempli d'un plasma granuleux, sans noyau et correspondant au *blastophore* de Blomfield. Les noyaux possèdent chacun un territoire propre de protoplasme, qui est limité en dehors par une membrane cellulaire, mais qui se continue en dedans avec la masse protoplasmique centrale; de sorte que le polyplaste représente une cellule plurinucléée dont la séparation en cellules-filles distinctes est demeurée inachevée.

Les polyplastes prennent naissance dans toute la longueur du cordon testiculaire. Il semble qu'au fur et à mesure de leur développement ils sont poussés d'arrière en avant, et que la portion épaissie et recourbée du cordon soit une plage de débouché d'où ils se détachent pour tomber dans le coelome. Qu'ils se détachent en effet en cet endroit et deviennent ainsi libres, c'est ce qui ressort avec évidence de la fig. 4.

Après s'être détachés, ou même avant, il arrive souvent — je ne puis assurer si c'est toujours le cas — que les polyplastes se segmentent *in toto*, de la manière décrite par Blomfield pour ceux du *Lumbricus*. Un

(1) Les espèces que j'ai étudiées sont les *Sagitta bipunctata*, *S. minima*, *S. serratodentata*, *S. hexaptera*, *S. lyra*. Les descriptions suivantes ont pour objet principal la *S. bipunctata*, mais elles se rapportent également bien à l'une ou à l'autre de ces espèces. Le genre *Spadella* m'est tombé trop rarement entre les mains pour que j'aie pu en faire une étude suivie.

(2) Voyez les fig. 25 à 36 de la Planche du travail de Blomfield; Quart. Journ. Mic. Sci., Jan., 1880.

étranglement médian les divise en deux, FIG. 7. Cet étranglement n'intéresse que le cytoplasme commun, les noyaux n'y prennent aucune part. Ils se segmentent également, assez souvent, en trois par deux étranglements simultanés.

Une fois libres dans la cavité testiculaire, ou coelome, les polyplastes entrent dans une série de transformations dont la FIG. 5 est destinée à donner une idée générale. Ils augmentent de volume en suite de la prolifération de leurs noyaux. Ces noyaux se constituent en cellules distinctes, ou spermatocytes, par la séparation de leurs territoires de la masse protoplasmique centrale; celle-ci prend la forme d'une ou de plusieurs boules qui gardent leur position centrale ou milieu du polyplaste, et jouent le rôle de blastophores. Cependant nous devons ajouter que souvent cette masse semble disparaître entièrement, — ce cas est presque aussi fréquent que l'autre, mais il se peut que cela soit dû à des lacunes dans mes observations. — Les spermatocytes subissent ensuite des divisions répétées, et engendrent finalement des spermatides qui, toujours cohérents en une masse coloniale, avec ou sans blastophore, se différentient en spermatozoïdes. Ceux-ci se présentent d'abord unis en faisceaux, puis deviennent libres et passent dans la vésicule spermatique, pour y être de nouveau cimentés en un faisceau qui se comporte probablement à la manière d'un spermatophore.

Multiplication des Spermatocytes.

La division des noyaux des spermatocytes se fait, dans tous les cas que j'ai observés, par cinèse, et selon le mode découvert par CARNOY(1) et décrit par lui sous le nom de *»scission en anses parallèles«*.

Les prophases nous montrent d'abord le boyau nucléinien épaissi, variqueux ou composé de granules ou nucléomicrosomes, à contours rugueux ou même fimbriés; ce qui me paraît provenir de l'adhérence de filaments du réticulum achromatique à la surface extérieure de la gaîne du boyau. Je ne voudrais pas nier cependant que ces filaments adhérents ne puissent contenir aucune portion de chromatine; l'objet est trop délicat pour que cette question puisse être tranchée par l'observation. Le boyau forme un peloton serré, FIG. 6. La phase suivante, FIG. 8, se distingue de la précédente en ce que le peloton s'est grandement dilaté, et s'est déployé en un petit nombre de grandes anses, arrangées parallèlement selon les méridiens de

(1) *La Cellule*, t. 1, 1885 : *La Cytodiérèse chez les arthropodes*, p. 267 et ailleurs.

la cellule. La membrane nucléaire a disparu. La figure ainsi constituée occupe une position un peu excentrique dans la cellule. Les anses chromatiques paraissent être orientées par rapport à un seul point de convergence excentriquement placé, le champ polaire ou » Polfeld « de RABL(1). Je n'ai pas pu mettre hors de doute si oui ou non les anses traversent la région de la cellule opposée au champ polaire, le »Gegenpolseite« de RABL, pour revenir au pôle en longeant un méridien opposé à celui par lequel elles sont descendues. Ce qui me paraît hors de doute, c'est que ces phases débutent par un état monocentrique de la cellule, qui devient bientôt dicentrique par suite de processus qui ne sont pas encore connus. Les anses recourbées en deux branches sont en petit nombre; le chiffre 4 me paraît être le chiffre typique.

C'est, à ce qu'il semble, concurremment avec l'établissement d'un état dicentrique de la cellule que les anses se régularisent plus exactement selon les méridiens de la cellule, et que la substance chromatique se retire des extrémités polaires de chacune d'elles, pour se concentrer en la région moyenne, FIG. **8**, *c*. Le boyau se coupe ensuite en ces endroits amincis, et les 8 tronçons chromatiques résultants demeurent en place, déjà orientés dans les positions qu'ils doivent occuper au sein de la couronne équatoriale. Pendant ce temps, un fuseau s'est établi, ou est devenu visible.

Pour achever la couronne équatoriale, les tronçons chromatiques n'ont plus qu'à se raccourcir sur place, FIG. **9**. J'ai à observer ici que, pendant tout ce temps, ni le boyau intègre ni les tronçons résultant de sa scission n'acquièrent un contour uni; leur composition variqueuse demeure aussi évidente à la fin qu'au commencement. Ce n'est que dans les couronnes polaires que j'ai vu les segments chromatiques affecter la forme de filaments unis et homogènes, et je suis porté à croire que dans ce cas il s'agit d'altérations produites par le mode de préparation. On se rappellera que RABL avait établi (l. c.) qu'à mesure que l'élément chromatique avance dans les prophases, il devient lisse » *glatträndig* «; cela n'est vrai, chez les *Sagitta*, qu'en ce qui concerne la disparition des filaments du réticulum achromatique, que j'ai dit plus haut être apparemment en état d'adhérence à la surface externe du boyau.

Pendant que s'effectue le raccourcissement des segments chromatiques, devenus maintenant des bâtonnets droits ou à peu près droits, les nucléomicrosomes qu'ils contiennent diminuent graduellement de nombre jusqu'à ce qu'il n'en reste plus que deux, ni plus ni moins, pour chaque bâtonnet, qui deviennent ainsi de plus en plus distincts, FIG. **9** et **10**.

(1) Morpholog. Jahrbuch, X Bd., Hft. 2, 1884, p. 226.

Les couronnes équatoriales sont composées de huit bâtonnets, FIG. **11**. Je crois qu'elles sont creuses; la présence d'un bâtonnet près du centre de la figure dans deux des cellules de la FIG. **11** doit s'expliquer comme étant le résultat d'un ratatinement de la cellule, produit par les manipulations.

Je n'ai pu obtenir de bonnes images se rapportant à l'instant même de la dislocation de la couronne. Pendant l'ascension vers les pôles, FIG. **12**, les bâtonnets restent droits, et marchent de front jusqu'aux pôles. Là, ils se courbent en V, FIG. **12** et **13**, de sorte qu'il semble ici que la courbure en V ne soit que le premier acte, de la part des bâtonnets, dans la reconstitution des noyaux-filles. J'ai pu m'assurer que le boyau nucléinien se reconstitue de la manière ordinaire, c'est-à-dire que les bouts libres des V se recourbent vers l'axe du fuseau et se soudent avec ceux de leurs voisins.

Les bâtonnets ou V des couronnes polaires sont toujours au nombre de quatre.

Le lecteur aura observé que je n'ai point fait mention de division, soit longitudinale soit transversale des éléments nucléiniens. C'est que je n'en ai jamais observé, ni dans les prophases, ni dans les couronnes équatoriales, ni dans les anaphases. Il me semble que le fait qu'on observe constamment huit bâtonnets dans les couronnes équatoriales, et quatre seulement dans les couronnes polaires, suffit à prouver qu'il n'y a pas de division *dans les couronnes équatoriales*. Sans vouloir nier que la division ne puisse avoir lieu pendant une autre phase, je dois avouer que je ne l'ai pas observée ici, et je crois qu'elle n'existe pas(1).

Le fuseau est assez bien marqué; il est bombé à l'équateur pendant le stade de la couronne équatoriale, mais se rectifie et devient cylindrique

(1) Dans un travail récent des plus intéressants (Arch. f. mik. Anat., XXIX Bd., 3 Hft., April 1887) FLEMMING suggère que les figures à bâtonnets droits de CARNOY pourraient bien n'être autre chose que les figures décrites par FLEMMING lui-même dans le travail précité sous la dénomination de *forme hétérotypique*, et observées par lui dans le testicule de la salamandre. Je me suis fait un devoir de compulser à nouveau toutes mes préparations, pour voir s'il y avait possibilité de ramener à la forme hétérotypique du pénétrant observateur de Kiel les figures que je viens de décrire. Or, il me semble que les deux genres de figures ne se ressemblent en rien. Je ne trouve rien dans mes préparations qui corresponde au stade équatorial ou *Aster* de FLEMMING, rien non plus qui rappelle les images des commencements de la métakinèse, fig. 15 à 20, de FLEMMING. De plus, le raccourcissement des bâtonnets pour achever la couronne équatoriale est un phénomène aussi marqué dans mes figures que dans celles de CARNOY, et je ne trouve rien qui y corresponde dans les dessins et les descriptions de FLEMMING. Il ne reste donc que la ressemblance entre les phases du début de la formation de la couronne équatoriale à bâtonnets droits et la curieuse phase supposée de métakinèse en tonnelet de FLEMMING. Je ne puis que trouver cette ressemblance toute superficielle et illusoire et, malgré tous mes efforts, il m'a été impossible d'interpréter mes couronnes équatoriales comme étant des tonnelets de FLEMMING.

pendant l'ascension polaire, FIG. 9, 10, 12 et 13. Les asters doivent être très peu fournis, s'ils existent; je n'en ai jamais observé.

Je ne possède pas non plus d'observations suffisantes sur la plasmodiérèse de ces cellules.

Le Noyau accessoire.

On trouve souvent dans les spermatocytes au repos, et constamment dans les spermatides, un corps particulier que j'appellerai »noyau accessoire»; c'est le »Nebenkern» des auteurs allemands.

Ce corps existe-t-il chez tous les spermatocytes? ou, si non, à quelle génération se manifeste-t-il pour la première fois? Je ne puis répondre à ces questions, à cause de la grande difficulté que présente à l'étude cet élément si extraordinairement délicat, du moins chez les spermatocytes. Chez les spermatides il est mis en évidence par sa position, et l'étude en est relativement facile, mais les préparations qui le démontrent d'une manière vraiment satisfaisante dans les spermatocytes sont décidément rares.

Je n'ai jamais observé ce corps dans les cellules en division, et j'admets volontiers qu'il n'existe comme tel que dans les cellules au repos.

Le noyau accessoire se trouve dans le cytoplasme, où il occupe une position diverse, tantôt sur le limbe du noyau, tantôt éloigné du noyau et rapproché de la surface de la cellule, mais je ne l'ai jamais vu occuper une position absolument périphérique. Il a la forme et, sous quelques rapports, le facies d'un noyau; ainsi, par exemple, il accuse une structure filamenteuse. Mais il est moins réfringent que le noyau, il ne se laisse pas mettre en évidence par l'acide acétique comme les noyaux, il se laisse très difficilement fixer, il ne se teint pas d'une manière caractéristique par les colorants nucléaires — quoique cependant on puisse quelquefois en obtenir une certaine coloration par ces réactifs —, et par contre il se colore assez facilement par les teintures qui laissent les noyaux intacts, telles que le dahlia en solution neutre.

Il me semble que le noyau accessoire est parfois double; ce que j'expliquerais en supposant qu'il peut se segmenter, FIG. 14 et 15. Au moment de revoir ces pages, il me souvient qu'une segmentation du Nebenkern a été décrite par DE LA VALETTE ST-GEORGE pour les spermatides de la blatte (1).

(1) Arch. f. mik. Anat., 1886, p. 10.

A l'observation de la cellule vivante dans le dahlia ou le violet de gentiane, il est difficile de voir plus que ce qui est représenté dans les FIG. **14** et **15**. Le noyau accessoire se montre sous la forme d'un petit corpuscule sphéroïdal ou allongé, homogène ou accusant une très délicate striation concentrique. Un examen très attentif montre parfois que la portion colorée est blottie au fond d'une cavité allongée, ou canal creusé dans le cytoplasme, FIG. **15**, en bas à droite. Il est possible que cette cavité ne soit qu'une vacuole(1); mais je suis porté à lui attribuer des parois propres, les vacuoles en sont du reste souvent munies.

Les préparations heureusement fixées et colorées montrent plus de détails. La structure filamenteuse est plus évidente, FIG. **16** et suivantes. On distingue facilement, ou avec une facilité relative, un groupe ou peloton de filaments épais, noueux et colorés vivement par le dahlia. A côté de ces filaments colorés, on aperçoit quelquefois à l'aide de conditions optiques irréprochables, un faisceau de filaments incolores extrêmement ténus. Ce faisceau m'a souvent paru avoir la forme d'un sac conique, au fond duquel se trouve le paquet de filaments colorés, lesquels paraissent être reliés ensemble par les filaments incolores. C'est peut-être ce fuseau de filaments incolores qui produit l'image de la cavité allongée ou canal qu'on entrevoit sur la cellule vivante.

Il ne m'a pas été possible de pénétrer plus avant dans la structure du noyau accessoire.

Quelle est sa genèse? Il m'a souvent semblé que je pouvais constater que le paquet de filaments colorés par le dahlia était relié au noyau par le faisceau de filaments incolores; la FIG. **18** peut être interprétée de cette manière. D'autres images viennent à l'appui de cette interprétation; telle est celle de la FIG. **19**, qui représente une portion d'un polyplaste dont les spermatides sont au début de leur évolution spermatogénésique. Les espaces ronds et clairs de cette figure sont les noyaux qui se sont vacuolisés, la chromatine s'étant retirée des régions non colorées pour se blottir en forme de croissant contre la membrane nucléaire, et former ainsi la première ébauche de la tête du spermatozoïde : *v*, portion vacuolisée; *chr*, portion chromatique; *mn*, membrane nucléaire. Or, dans la région incolore du noyau, on

(1) Une vacuole semblable a été attribuée par DE LA VALETTE St-GEORGE (Arch. f. mik. Anat., mai 1886, p. 9), à l'action de l'acide acétique. Comme je l'ai trouvée sur des cellules vivantes, il me semble préférable d'admettre qu'elle est préformée, et seulement mise en évidence par les réactifs.

aperçoit un élément qui affecte diverses formes, probablement selon la position qu'il occupe relativement à l'axe du tube optique. Tantôt on aperçoit un granule sphérique, *a*; tantôt un granule allongé en forme de croissant, *b*, ou de fuseau, *c*; tantôt on voit deux granules, soit isolés l'un de l'autre, *d*, soit reliés par un pont, *e*. Les granules sont assez réfringents et ne sont pas chromatiques. S'ils montrent parfois des reflets verdâtres qui, pour le cas des préparations au vert de méthyle, peuvent faire penser à la réaction de la nucléine, je crois que cela est dû uniquement au spectre de l'objectif, la plupart des bons objectifs corrigeant en vert et en rubis. Le lecteur n'aura pas de peine à voir que toutes ces images peuvent facilement être expliquées par les divers aspects que présenterait un corps ayant la forme d'un croissant ou d'un segment annulaire. Ce corpuscule fait penser au noyau accessoire, et je penche à croire qu'il l'est en effet.

Les deux figures suivantes, FIG. **20** et **21**, que j'ai dessinées avec toute la fidélité possible, me paraissent apporter une confirmation à l'appui de cette manière de voir, en montrant que le corpuscule en question sort du noyau. Sur la FIG. **20**, dans la cellule *a*, le corpuscule est à l'intérieur du noyau, dans les autres cellules il est dans le cytoplasme. Sur la FIG. **21**, en *a*, il est dans le noyau, en *b*, il est encore dans le noyau, mais il est en voie d'en sortir; enfin sur deux des autres cellules, on le voit dans le cytoplasme.

J'admets volontiers que ces observations sont susceptibles d'autres interprétations. D'aucuns verront, peut-être avec raïson, dans mes corpuscules intranucléaires de simples » nucléoles « ; et les esprits amoureux de la symétrie pourront les considérer comme les pendants des globules polaires. Je regrette que la difficulté de ces observations m'empêche de me prononcer plus catégoriquement sur la nature de ces corps.

Différentiation des Spermatides en spermatozoïdes.

Avant d'aller plus loin, je prie le lecteur de bien vouloir jeter un coup d'œil sur les figures de la planche, que nous n'avons pas encore abordées. Les dernières figures, représentant des spermatozoïdes achevés, accusent une structure assez compliquée. Au lieu du simple filament sans tête des auteurs, nous reconnaissons, FIG. **45** à **49**, un corps ou queue filiforme, une tête très allongée, même filiforme aussi, au devant de laquelle se trouve un prolongement, filament ou flagellum procéphalique, et enfin, longeant la tête et la queue et les entourant de ses spires, une membrane ondulante,

à bord libre et épaissi, ou, si l'on veut, un deuxième filament caudal attaché au filament axial par une membrane plissée. Pendant l'évolution de ces parties, le polyplaste, considéré dans son ensemble, offre les images les plus variées et les plus bizarres. Que signifient ces collections de boules, représentant apparemment des noyaux, à partir desquelles rayonnent en éventail, ou en cercle ou en queue de comète des spermatozoïdes qui paraissent souvent avoir leurs têtes tournées au dehors, c'est-à-dire à l'extrémité opposée à celle où se trouve le véritable noyau? C'est ce que nous allons essayer d'éclaircir.

Les transformations de la cellule spermatique me paraissent débuter par un phénomène qu'on peut appeler indifféremment vacuolisation du noyau ou retrait de la chromatine. Il se forme dans le noyau, ou bien un espace clair central, FIG. **22**, ce qui équivaut à un retrait périphérique de l'élément nucléinien, ou bien un espace clair périphérique, FIG. **23**, ce qui équivaut à un retrait central du même élément. L'un et l'autre de ces processus ont pour résultat de séparer la chromatine de la portion achromatique du noyau sous la forme d'une calotte ou d'un croissant blotti contre la membrane, FIG. **24**. La région achromatique du noyau se présente tantôt sous la forme d'un espace vide, vacuolaire, comme dans les FIG. **22** et **23**, tantôt elle se montre remplie d'une substance pâle, disposée en réseau, FIG. **24**. Je ne sais si ce réseau marque la disparition incomplète de la chromatine, ou s'il représente le réticulum achromatique du caryoplasma.

La masse chromatique s'allonge en devenant plus filiforme, ce qui détermine l'étirement de tout le noyau, FIG. **25**. Puis la membrane nucléaire disparaît, ainsi que cela se voit sur la cellule inférieure de la FIG. **25**, et la portion chromatique du noyau, dans laquelle on reconnaît maintenant la future tête du spermatozoïde, demeure enrobée directement dans le cytoplasme. A moins toutefois, que la membrane nucléaire ne s'applique étroitement sur la masse chromatique et ne devienne ainsi invisible, le caryoplasma étant expulsé ou autrement utilisé.

L'ébauche de la tête s'allonge de plus en plus, en se contournant dans le corps du spermatide, FIG. **26**. En même temps, le noyau accessoire vient se placer au pôle postérieur de la cellule, c'est-à-dire au point opposé à l'extrémité antérieure de la tête, FIG. **26** et **27**. Un peu plus tard, le protoplasme du spermatide s'allonge, étiré qu'il est, probablement, par le déroulement de la tête, et acquiert ainsi une extrémité antérieure plus ou moins amincie et terminée par une pointe extrêmement acuminée, FIG. **27** et **28**.

La cellule entière continue à s'allonger, et la pointe apicale se développe en un cil ou flagellum procéphalique très délicat, FIG. **29**. Ce cil est assez raide, il montre cependant pendant la vie des mouvements de fouet assez prononcés pour lui faire mériter le nom de flagellum. Il ne se teint pas par les réactifs colorants, et dérive évidemment du cytoplasme.

A ce moment, le cytoplasme commence à montrer une tendance à s'accumuler en boule autour du noyau accessoire, FIG. **30**. Une ligne pâle s'accuse aussi à son intérieur — quelquefois l'observation en est difficile ; cette ligne est ondulée, achromatique et possède une direction à peu près parallèle à celle de la tête, FIG. **30**, *mo*. Telle est, pensons-nous, l'ébauche de la membrane ondulatoire.

La cellule s'allonge, le cytoplasme se retire de plus en plus vers le pôle postérieur, la tête se dégage, et avec elle la membrane ondulatoire, FIG. **31**.

Les polyplastes à ce stade présentent sur le vivant des images semblables, quant aux traits principaux, — les détails varient à l'infini —, à celle que j'ai essayé de rendre en la FIG. **32**. On y voit une sorte de morula composée de boules légèrement teintées en bleu si on a employé le dahlia; ces boules sont formées par les noyaux accessoires avec le cytoplasme qui les entoure. Toute la morula est hérissée d'épines pâles et affectant toujours une forme raide. Un examen attentif permet de décomposer ces épines en des faisceaux de filaments provenant de diverses régions de la morula, et se réunissant en un faisceau à peu de distance de sa surface. Les têtes des spermatides ne peuvent se distinguer.

A mesure que ces filaments se développent, les faisceaux formés par leur agglutination se réunissent entre eux, de sorte que le nombre d'épines sortant de la morula se reduit de plus en plus, et finit par n'être plus que de deux, ou de trois, par exception, dans les polyplastes avancés. Les deux épines ont le plus souvent une direction opposée, FIG. **33** ; ce qui donne au polyplaste la forme d'un fuseau. Mais très souvent aussi elles ont une direction parallèle, FIG. **34**; cette forme peut s'expliquer par les compressions que doivent subir les fuseaux pendant leurs mouvements dans la cavité testiculaire. Le lecteur sait sans doute que tous les éléments dont nous étudions l'évolution y sont en circulation continuelle. Pas plus que sur les polyplastes moins avancés, les têtes des spermatozoïdes ne peuvent se distinguer sur le vivant.

Mais si l'on fixe un de ces polyplastes par le mélange de FLEMMING, et qu'on le colore par le vert de méthyle, toute incertitude est levée. Les têtes

se colorent seules en un vert pur, FIG. 35*t*; les boules dont l'agglomération forme le centre du fuseau demeurent incolores et accusent dans leur intérieur une structure filamenteuse, pareille à celle que nous avons décrite plus haut pour les noyaux accessoires.

Les images telles que celle de la FIG. 35 laissent à désirer pour la clarté; l'observateur voudrait pouvoir étudier isolément les têtes qui dans la figure paraissent agglutinées en une seule masse indistinctement striée. On y arrive en dissociant des polyplastes avec des aiguilles, ou en les écrasant délicatement sur le porte-objets. Dans la FIG. 36, j'ai représenté un polyplaste plus jeune, à peu près au stade de celui de la FIG. 32. Cet objet a été fixé, coloré doublement par le dahlia et le vert de méthyle, puis légèrement écrasé. Les restes, en forme de boule, du cytoplasme des spermatides sont colorés en bleu; le noyau accessoire se montre sous la forme d'un granule plus foncé au centre de chacune de ces boules; les têtes, dissociées par la compression, rayonnent de tous côtés, nettement délimitées par leur coloration d'un vert pur. Ou bien considérons un polyplaste qui ait été fixé et coloré en même temps par le carmin acétique de SCHNEIDER, FIG. 37. Les têtes, disposées cette fois en éventail, sont colorées en rouge sombre; ni les noyaux accessoires ni aucun autre élément de la préparation ne se colorent par ce réactif qui est, comme on le sait, un colorant énergique de la nucléine.

Nous pouvons donc assurer dès maintenant que les spermatozoïdes des *Sagitta* évoluent en une position centrifuge dans le polyplaste, c'est-à-dire qu'ils ont leurs têtes tournées en dehors, et éloignées du blastophore, et leurs noyaux accessoires situés en dedans ou rapprochés du blastophore; tandis que chez tous les autres animaux qui possèdent un blastophore, les spermatozoïdes évoluent, pour autant qu'on l'a décrit jusqu'ici, d'une manière centripète, c'est-à-dire de façon à ce que les têtes soient toujours dirigées en dedans, vers le blastophore, et les queues et les noyaux accessoires en dehors (1).

Cette observation me paraît avoir son importance vis-à-vis des théories qui cherchent à établir une différence de polarité entre le blastophore et les éléments qui l'entourent. Du moment que la tête du spermatozoïde peut occuper indifféremment une position centripète ou une position centrifuge à l'égard du blastophore, il me semble qu'il n'y a plus lieu d'invoquer une attraction ou une répulsion entre ces éléments.

(1) Ainsi se trouve expliquée l'erreur de GRASSI. Cet observateur aura pris le noyau accessoire, qui effectivement disparaît plus tard, pour le noyau. Nouvel avertissement aux observateurs qui croient encore pouvoir marcher sûrement dans le dédale des problèmes cytologiques, conduits par des réactifs comme le picrocarmin!

Reprenons maintenant l'étude des spermatides isolés par dissociation; nous constaterons les faits suivants. Dans les stades correspondant à ceux des polyplastes que nous venons de décrire en gros, et qui suivent celui de la FIG. **31**, la cellule est allongée. Elle porte en avant le filament procéphalique, et sur le même axe une tête cylindrique souvent un peu ondulée, à laquelle fait suite, toujours sur le même axe, une queue cylindrique et filiforme. En dehors de cet axe on voit la membrane ondulatoire, disposée en de larges spires sur toute la longueur du spermatide, à partir de l'extrémité antérieure de la tête jusqu'au renflement cytoplasmique qui contient le noyau accessoire. Cette membrane est surtout évidente vis-à-vis de la tête, car, dans cette région, son bord libre est plus épaissi qu'ailleurs. Le noyau accessoire est toujours situé au pôle postérieur de la cellule, où il occupe cependant une position subterminale, jamais absolument terminale, FIG. **38**. L'extrémité caudale de la cellule se termine en une fine pointe, qu'on aperçoit seulement lorsque le spermatide est placé tout à fait horizontalement sur le porte-objets, FIG. **38**.

Cette pointe spéciale acquiert souvent l'importance d'un filament post-caudal, qui paraît être en continuité avec l'axe solide du spermatide, c'est-à-dire avec la queue. Mais il est à remarquer que cet axe ne traverse jamais diamétralement le renflement cytoplasmique; il y dessine une corde, jamais un diamètre, FIG. **38** et **39**. Il est très difficile de bien rendre ces apparences par le dessin. Le noyau accessoire me paraît être devenu plus petit; il présente encore l'apparence vacuolaire que nous lui connaissons, FIG. **39**.

Le filament axial est vague, indistinct à l'endroit où il traverse le renflement cytoplasmique; il est même souvent impossible de l'y distinguer. Ce fait, joint à celui de la position toujours subterminale de ce renflement, me fait penser que c'est dans cette masse cytoplasmique que nous devons chercher le laboratoire où s'organise la queue et la membrane spiralée qui en est une dépendance. Mais le noyau accessoire, n'aurait-il pas un rapport plus intime avec la formation de la queue? Je suis assez porté à le croire, mais je n'oserais l'affirmer; car je n'ai jamais pu établir qu'il fut en rapport direct ni avec le filament axial de la queue, ni avec le filament spiral. Mais il est toujours possible qu'il concourt avec le protoplasme à la formation de ces éléments. Ce qui est certain, c'est qu'il ne se transforme pas en segment moyen, ou » Mittelstück « des auteurs allemands, car cet élément fait ici complétement défaut.

La FIG. **40** représente des images qui sont extrêmement fréquentes dans les préparations, et qui peuvent donner lieu à des interprétations erronées. On y voit le filament caudal enroulé en plusieurs spires autour du renflement cytoplasmique, avec lequel il semble faire corps. On pourrait croire qu'on assiste à la formation de la queue; celle-ci apparaîtrait sous la forme d'un épaississement spiral qui se déroulerait par la suite. Il n'en est rien cependant. Ces apparences proviennent de la contraction de la queue, qui s'enroule en se rétractant autour de la boule de cytoplasme. On peut provoquer ces contractions à volonté et les étudier à loisir, en ajoutant des substances irritantes à une préparation de spermatides vivants. Ne serait-il pas possible que quelques-unes des figures de spermatozoïdes présentant des queues enroulées dans le corps du spermatide, qu'on connaît dans la littérature spermatologique, se rapportassent à un semblable phénomène, sans être dues à la formation d'un filament qui se découperait en spirale à l'intérieur du cytoplasme ou à sa surface?

La même figure montre, sur deux des spermatides, des renflements cytoplasmiques fusiformes, situés en avant de celui qui porte le noyau accessoire. Ces formations, pour être très communes, ne sont pas constantes. Elles sont, je crois, souvent pathologiques, mais il est possible qu'elles contiennent parfois un noyau accessoire additionnel. Le lecteur se rappellera ce que j'ai dit plus haut, à savoir que l'on peut constater çà et là la présence de deux noyaux accessoires dans une cellule.

Les changements ultérieurs qui conduisent à l'achèvement du spermatozoïde consistent dans l'allongement de la queue, la disparition graduelle de la boule cytoplasmique et du noyau accessoire et, peut-être aussi, dans certaines modifications ultérieures de la membrane spiralée, dont je dirai deux mots tout à l'heure. Quant à la manière dont s'effectue la disparition du noyau accessoire, je puis seulement dire qu'il m'a semblé qu'il disparaît graduellement à mesure que la différentiation du cytoplasme en queue et en membrane ondulatoire s'achève; ce qui viendrait à l'appui de l'opinion qu'il est utilisé dans la formation de ces éléments, ou du moins dans celle du filament axial. Mais il est à peu près certain, qu'il n'est pas expulsé de la cellule; le testicule de *Sagitta* ne contient rien de semblable aux « granules séminaux « décrits dans le testicule de certains animaux, et qui seraient, d'après certains auteurs, expulsés des spermatides à la manière de globules polaires, dont ils seraient les homologues.

Le Spermatozoïde.

La structure du spermatozoïde achevé est extrêmement difficile à élucider, très difficile aussi à représenter par le dessin. Les auteurs ont décrit le spermatozoïde des *Sagitta* comme étant un corps filiforme, ayant une striation transversale qui rappelle celle des muscles; ils le représentent cependant dans leurs figures par un seul trait de plume, la striation transversale n'y est indiquée en aucune façon. Dans la FIG. **42**, j'ai essayé de rendre l'image sur laquelle cette description des auteurs est basée. Cette figure a été dessinée sur un spermatozoïde libre, vivant dans le cœlome et examiné à travers les tissus de l'animal vivant, avec un objectif à petit angle et un oculaire fort; toutes circonstances très défavorables, même pour l'étude d'un objet aussi idéalement transparent que la *Sagitta*. On distingue en haut le fin filament procéphalique; le reste du spermatozoïde paraît consister en un filament cylindrique, relativement épais, présentant des bandes carrées un peu mates, alternant avec des bandes claires plus étroites. Il est difficile, dans ces conditions d'observation, de découvrir davantage.

Cependant une étude attentive conduit à douter de la réalité objective de cette striation régulière. Même dans les conditions susmentionnées, on peut se convaincre que la striation est beaucoup plus évidente dans la région de la tête que dans celle de la queue. Sur la tête même elle paraît imparfaite, n'embrassant pas régulièrement tout son diamètre; on se demande si elle n'intéresse pas seulement un côté du spermatozoïde et si la région ainsi intéressée ne contourne pas le spermatozoïde en spirale, FIG. **43**.

En étudiant avec un bon objectif à immersion des spermatozoïdes fraîchement évacués dans l'eau de mer par compression, on obtient sans peine l'image de la FIG. **44**. Sur toute la longueur d'un côté de la tête, — tenue en clair dans le dessin pour mieux la montrer, mais qui sur le vivant ne se distingue guère de la queue —, on voit se détacher comme un liséré de perles brillantes. Les contours de la queue ont quelque chose de vague. Sur d'autres exemplaires on constate que les »perles« ont une forme un peu quadratique, et se continuent, en diminuant progressivement de grandeur, sur la queue autour de laquelle elles décrivent une ligne serpentine, FIG. **45**. Vers l'extrémité postérieure de la queue, les perles font défaut et sont remplacées par une fine ligne unie et sinueuse.

D'autres exemplaires encore donnent, à la faveur d'un bon éclairage, les images des FIG. **46** et **47**. Les »perles» se limitent de plus en plus à la

région de la tête, et sont remplacées sur toute la queue par une ligne onduleuse, mais homogène. Et l'on arrive finalement, avec un peu d'exercice, à trouver des spermatozoïdes chez lesquels il n'y a plus de perles; une fine ligne unie serpente sur toute leur longueur, depuis l'extrémité antérieure de la tête jusqu'au bout de la queue, FIG. **48**.

Cette ligne sinueuse est le bord libre et épaissi d'une membrane ondulante, ou, si l'on veut, elle est un filament accessoire plus long que la queue et relié à celle-ci et à la tête, sur toute leur longueur, par une membranule délicate. Ceci devient surtout évident après le traitement par l'acide nitrique d'ALTMANN; en effet ce réactif soulève la membrane qui, sur le vivant, était assez étroitement appliquée contre la tête et la queue. Vis-à-vis de la tête, la membrane est plus large qu'en tout autre point, et son bord libre y est plus épais; c'est donc en cet endroit qu'il convient surtout de l'étudier, FIG. **49**.

L'examen de la membrane ondulatoire dans la région de la queue est bien plus difficile. Ce n'est pas sans peine qu'on arrive à bien démontrer l'existence du filament. Celui-ci, tantôt se développe en de larges courbes hardies, comme dans les FIG. **45** à **48**, tantôt se ramasse et présente des ondulations bien plus courtes, comme dans la FIG. **50**. Le point le plus délicat est celui de décider si la membrane est simplement attachée sur un côté de la queue, ou si elle contourne véritablement cette dernière en hélice. J'ai fait bon nombre d'observations qui m'ont paru assez convaincantes pour affirmer qu'elle constitue une véritable hélice enveloppant la queue; mais j'avoue que l'observation est si difficile que je ne voudrais pas insister sur ce détail.

Pendant la vie, la membrane ondulatoire se montre par moments — mais par moments seulement — animée d'un mouvement tremblotant très rapide. Une onde de contraction qui part de la région de la tête, parcourt le filament ou le bord libre de la membrane avec la rapidité de l'éclair. Cela produit un effet d'optique illusoire, qui ferait croire que le spermatozoïde tourne intégralement sur son axe. Le spermatozoïde lui-même présente assez constamment des mouvements de contraction, peu vifs, il est vrai, mais assez marqués cependant pour que, les ondulations de la membrane aidant, il se déplace lentement dans des espaces aussi encombrés que le sont les cavités testiculaires ou l'oviducte.

Je pense que les » perles « représentent une étape dans la formation ou dans l'achèvement du bord épaissi de la membrane.

Il me reste à dire deux mots sur quelques apparences, assez difficiles à expliquer, que présentent souvent les têtes. La manière d'être de la tête,

que je regarde comme normale, est celle de la FIG. **49**. Mais on rencontre très souvent, surtout dans les vésicules spermatiques et aussi dans le cœlome, des spermatozoïdes dont la tête présente l'aspect de celle de la FIG. **53**. Les perles que nous connaissons, au lieu de garnir le bord de la tête, paraissent tapisser l'intérieur d'une vésicule assez volumineuse. Les FIG. **51** et **52** sont également très fréquentes. Je suis porté à croire que ces phénomènes doivent s'expliquer par un soulèvement de la membrane cellulaire à l'aide d'un processus osmotique, la tête se repliant sur elle-même à l'intérieur de la vésicule ainsi formée.

Je n'ai jamais observé, à n'importe quel stade du développement des spermatozoïdes des *Sagitta*, le moindre indice d'un segment moyen, ou » Mittelstück «.

RÉSUMÉ.

Le testicule des *Sagitta* dérive de la même cellule sexuelle primordiale qui fournit l'ovaire du même côté (HERTWIG).

Dans le cordon testiculaire solide, se forment des polyplastes semblables à ceux du *Lumbricus*, ayant un blastophore non nucléé.

Ces polyplastes deviennent libres, et tombent dans la cavité testiculaire (coelome).

Là, ils se divisent *in toto* par simple segmentation de leur protoplasme; ils peuvent se segmenter ainsi en deux, ou en trois par deux étranglements simultanés.

Leurs noyaux se constituent en cellules distinctes, ou spermatocytes, qui demeurent réunies autour du blastophore.

Les spermatocytes se multiplient. Cette multiplication a toujours lieu par caryocinèse, selon le mode qui a été décrit par CARNOY sous le nom de » *scission en anses parallèles* «.

Ce mode paraît être très différent de celui qui a été décrit récemment par FLEMMING dans le testicule de la salamandre, sous le nom de » forme hétérotypique «.

Les spermatides, de même que les spermatocytes de certaines générations, possèdent un noyau accessoire ou » Nebenkern «.

Cet élément a une structure filamenteuse; il paraît se former dans le noyau, et en être ensuite expulsé; mais cette observation n'est pas absolument certaine.

Contrairement aux affirmations de Grassi : » les spermatozoïdes des » *Sagitta* n'ont pas de têtes, le noyau ne se transforme pas directement en » une partie quelconque du spermatozoïde «, il a été démontré que les spermatozoïdes possèdent une tête véritable, qui est formée par l'élément nucléinien, ou par le noyau du spermatide.

Après la formation de la tête, le caryoplasma du noyau semble être restitué au cytoplasma. En tous cas, la membrane nucléaire cesse alors d'être distincte.

Les spermatozoïdes possèdent un filament procéphalique, formé par un prolongement du cytoplasme du spermatide.

Ils ont une queue, qui consiste en un filament axial formé dans le cytoplasme du spermatide.

Ils ont une membrane ondulatoire qui entoure en spirale la tête et la queue, et qui est également formée dans le cytoplasme.

La striation transversale attribuée aux spermatozoïdes par les auteurs est une illusion, produite par la membrane spiralée, lorsqu'elle est observée dans des conditions optiques qui ne donnent qu'une résolution incomplète.

Les spermatozoïdes occupent dans le polyplaste *une position opposée à celle qui leur est attribuée dans tous les polyplastes qui ont été décrits jusqu'ici; ils ont leur tête tournée en dehors, et le noyau accessoire en dedans, c'est-à-dire vers le blastophore.*

Le blastophore, — ou les blastophores, car le blastophore primitif peut devenir multiple par simple segmentation —, peut être résorbé pendant l'évolution des spermatides; il peut aussi persister, et être rejeté du polyplaste à la fin de la spermatogénèse.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures se rapportent à la *Sagitta bipunctata*, à l'exception de celles qui sont expressément attribuées à la *Sagitta minima*.

PLANCHE I.

FIG. **1**. D'après HERTWIG. Gastrula d'une *Sagitta* : *c*, *s*, *p*, cellules sexuelles primordiales.

FIG. **2**. D'après HERTWIG. Embryon plus avancé, montrant les quatre cellules sexuelles primordiales, portées sur le soulèvement endodermique qui est en train de séparer les cavités coelomiques : *c*, *s*, cellules sexuelles.

FIG. **3**. D'après HERTWIG. Coupe horizontale des régions ovarienne et testiculaire d'une larve de sagitte à peine éclose : *in*, intestin; *mp*, (*ov*), cellule sexuelle primordiale qui donnera naissance à l'ovaire; *st*, septum transversal; *m*, *p*, (*t*) cellule sexuelle primordiale du testicule; *s*, *l*, septum longitudinal divisant la cavité testiculaire en deux loges; *n*, nageoire.

FIG. **4**. Coupe horizontale de la région testiculaire d'une jeune *Sagitta* : *t*, cordon latéral du testicule; t^{bis}, région de l'épaississement en crosse de pistolet, d'où se détachent les polyplastes; *p*, groupes de polyplastes. D'après une photographie, × 60.

FIG. **5**. Coupe horizontale d'une partie de la région testiculaire d'une *Sagitta bipunctata* adulte. — Sublimé corrosif acidulé; carmin alcoolique à l'HCl; solution alcoolique d'acide picrique. Coupe à la paraffine; baume. — p^1, polyplastes au repos; p^2, polyplastes en cinèse; p^3, polyplastes au début de la spermatogénèse; p^4, polyplastes plus avancés; p^5, polyplastes à spermatozoïdes presque achevés; *bl*, blastophore mis en liberté par la disruption de sa colonie; *sp*, paquet de spermatozoïdes dans la vésicule spermatique (le trait se trouve vis-à-vis de la région des têtes). La vésicule spermatique de droite n'est pas représentée. × 260.

FIG **6**. Polyplaste du stade de la FIG. **4**. Sublimé; carmin alunique avec acide osmique. Coupe. × 600.

FIG. **7**. Polyplaste du même stade, se divisant en deux. Même préparation que FIG. **5**. × 600.

FIG. **8**. Spermatocytes en cinèse, montrant la formation de la couronne équatoriale à bâtonnets droits par scission de la forme pelotonnée en anses parallèles. — Osmium; dahlia; acide acétique à 1 o/o; solution d'hydrate de chloral. — *a* et *b*, peloton; *c*, début de la couronne équatoriale. × 800.

FIG. **9**. Spermatocytes à couronne équatoriale plus avancée. Sublimé ; carmin alcoolique à l'HCl ; solution alcoolique d'acide picrique, baume. × 1280.

FIG. **10**. Spermatocytes à couronne équatoriale achevée. Même préparation que FIG. **8**. × 1280.

FIG. **11**. Spermatocytes du même polyplaste que ceux de la FIG. précédente. Couronnes équatoriales vues du pôle, en coupe optique. × 1280.

FIG. **12**. Trois spermatocytes montrant trois stades de l'ascension des couronnes-filles vers les pôles. Même préparation que les FIG. précédentes. × 1600. (Ces cellules sont très petites; elles doivent être à leur dernière division).

FIG. **13**. Spermatocyte se divisant pour donner naissance à deux spermatides. — Acide nitrique d'ALTMANN ; acide acétique à 1 o/o ; vert de méthyle ; solution d'hydrate de chloral. — Les couronnes polaires sont composées de quatre segments recourbés en V. × 800.

FIG. **14**. Spermatocyte à deux noyaux, vivant dans l'eau de mer additionnée de dahlia : *na*, les noyaux accessoires ; celui de gauche est peut-être (?) en voie de segmentation. × 800.

FIG. **15**. Grand spermatocyte de la même préparation que FIG. **14** : *na*, noyau accessoire : na^{bis}, corpuscule dérivant (?) par segmentation du noyau accessoire. × 800.

FIG. **16**. Groupe de deux spermatocytes (très grands). Vert de méthyle, vapeurs d'osmium, dahlia, chloral. — *na*, les noyaux accessoires. × 1100.

FIG. **17**. Les deux noyaux accessoires inférieurs de la FIG. précédente, plus grossis. × 1600.

FIG. **18**. Spermatide très grossi. Même préparation que la FIG. précédente : *n*, noyau, dont la portion chromatique s'est rassemblée en un croissant, ébauche de la tête du spermatozoïde; le trait finit sur le réticulum achromatique du caryoplasme qui est ainsi mis en évidence; *na*, noyau accessoire ; na^{bis}, corpuscule dérivant peut-être, par voie de segmentation, du noyau accessoire. × 2800.

FIG. **19**(*). Portion d'un polyplaste au début de l'évolution des spermatides en spermatozoïdes. Fraîche dans le vert de méthyle. Les objets circulaires sont des noyaux : *mn*, membrane du noyau ; *v*, région vide ou vacuole du noyau ; *chr*, chromatine massée en forme de croissant contre la membrane ; *na*, noyau accessoire (?). Pour les autres lettres, voir le texte. × 1280.

(*) Il est une remarque à faire au sujet de cette figure, qui a peut-être de l'intérêt. Le lecteur aura remarqué que je n'y ai pas dessiné de limites cellulaires, et se demandera si, d'après ce que j'ai dit moi-même plus haut, ces spermatides ne devraient pas en montrer. Voici ce qui en est. Ce polyplaste avait été observé pendant un temps considérable à l'état vivant, sans addition d'aucun réactif. Pendant tout ce temps les limites cellulaires étaient parfaitement et nettement visibles, elles présentaient des contours doubles auxquels, apparemment, il ne manquait rien pour mériter le nom de membranes. Les noyaux étaient plus gros et plus rapprochés les uns des autres qu'ils ne le sont dans la figure. Une goutte de vert de méthyle fut alors ajoutée à la préparation Au moment où elle gagna le bord du polyplaste, celui-ci fut parcouru par une secousse rapide comme l'éclair, impossible à décrire. Il se contracta violemment, puis se dilata aux dimensions représentées dans la figure, les noyaux se contractèrent et demeurèrent contractés et plus espacés qu'ils ne l'étaient auparavant,

FIG. **20**. Groupe de spermatides au début de la vacuolisation du noyau. Pour la cellule *a*, voir le texte. Acide nitrique d'Altmann, vert de méthyle, liqueur de Ripart et Petit. × 600.

FIG. **21**. Groupe de spermatides au début de la vacuolisation du noyau. Même préparation que la fig. précédente. Pour les lettres, voir le texte. × 800.

FIG. **22**. Groupe de spermatides. Début de la spermatogénèse, indiqué par le retrait périphérique de la chromatine. Acide nitrique d'Altmann, vert de méthyle, solution de Ripart et Petit. × 1200.

FIG. **23**. Groupe de spermatides du même stade, montrant le retrait central de la chromatine. Même préparation que la fig. précédente. × 1600.

FIG. **24**. Groupe de spermatides vers la fin du retrait de la chromatine. Vapeurs d'osmium; dahlia; solution de chloral. — *chr*, portion chromatique du noyau; *na*, noyau accessoire. × 1100.

FIG. **25**. Groupe de spermatides, montrant l'étirement du noyau par l'allongement de la portion chromatique, ébauche de la tête du spermatozoïde; puis l'effacement de la membrane nucléaire. Même préparation que la fig. précédente. × 1100.

FIG. **26**. Spermatides montrant l'allongement de l'ébauche de la tête : *t*, ébauche de la tête; *na*, noyau accessoire — Mélange de Flemming; dahlia; vert de méthyle; solution de chloral. + 800.

FIG. **27**. Spermatide s'allongeant. Notez la fine pointe antérieure. Acide nitrique d'Altmann; vert de méthyle; dahlia; solution de Ripart et Petit. × 800.

FIG. **28**. Spermatide s'allongeant. La pointe apicale antérieure est finement acuminée. Chlorure d'or; solution de chloral. × 800.

FIG. **29**. Spermatides plus allongés, la pointe apicale antérieure s'est développée en un filament procéphalique. Chlorure d'or; solution de chloral. — *t*, tête, *na*, noyau accessoire; *fp*, filament procéphalique. × 800.

FIG. **30**. Spermatides un peu plus avancés, le corps du spermatide commençant à faire boule autour du noyau accessoire. — Mes notes sur la préparation et le grossissement ont été perdues. — *mo*, ébauche de la membrane ondulatoire; *na*, noyau accessoire; *t*, tête; *fp*, filament procéphalique.

FIG. **31**. Spermatide du même polyplaste. La tête se dégage : *t*, tête; *fp*, filament procéphalique; *na*, noyau accessoire; *mo*, membrane ondulatoire.

FIG. **32**, Polyplaste de ce stade, vivant dans l'eau de mer additionnée de dahlia : *fp*, région des filaments procéphaliques; *t*, région des têtes; *na*, corps des spermatides entourant les noyaux accessoires. × 800.

---

les membranes ou limites cellulaires disparurent tout d'un trait. Tout cela en un clin d'œil. Je ne puis me défendre de l'impression que j'ai assisté là à un acte vital, à la réaction vitale du polyplaste contre l'irritation de l'acide, et non à un phénomène d'ordre chimique. Avant que le réactif ait eu le temps de pénétrer la substance du polyplaste, celui-ci avait déjà accompli tous ces changements intimes. Quoi qu'il en soit, j'ai pensé qu'il serait intéressant d'établir qu'un réactif comme la solution acide de vert de méthyle (1 o/o d'acide) peut dans de certaines circonstances déterminer la disparition de limites cellulaires, ce qui est le contraire de ce qui arrive habituellement. J'ai observé le même phénomène une ou deux fois encore pendant le cours de ces recherches.

FIG. **33**. Polyplaste un peu plus avancé, vivant dans l'eau de mer. Lettres comme ci-dessus. × 800.

FIG. **34**. Polyplaste de même stade que la FIG. précédente, vivant dans l'eau de mer. Lettres comme ci-dessus : *bl*, blastophore. 800.

FIG. **35**. Polyplaste un peu plus avancé que le précédent. Vapeurs d'osmium; vert de méthyle; solution de RIPART et PETIT. Lettres comme ci-dessus. × 800.

FIG. **36**. Polyplaste au stade de la FIG. **32**. Mélange de FLEMMING; dahlia; vert de méthyle; chloral. Lettres comme ci-dessus. × 800. — Les filaments procéphaliques étaient dans ce polyplaste trop délicats pour pouvoir être rendus au grossissement employé. En haut de la figure, on voit comme une membrane se détachant de la masse centrale, phénomène curieux qui parait résulter d'un feutrage accidentel des queues des spermatides.

PLANCHE II.

FIG. **37**. Polyplaste au stade de la FIG. **34**. (*Sagitta minima*). Carmin acétique de SCHNEIDER; solution de chloral. Lettres comme ci-dessus, × 800.

FIG. **38**. Spermatides isolés, du stade de la FIG. **35** environ. Acide nitrique d'ALTMANN, vert de méthyle. — L'acide nitrique est le meilleur réactif pour mettre en évidence la membrane spirale. — *fp*, filament procéphalique; *t*, tête; *mo*, membrane en spirale; *na*, noyau accessoire. × 800.

FIG. **39**. Spermatides du même stade, vivants dans l'eau de mer additionnée de dahlia : *fpc*, filament post-caudal ; *na*, noyau accessoire; *qu*, queue. Les têtes ne se laissent pas distinguer. × 800.

FIG. **40**. Spermatides du même stade, montrant l'enroulement de la queue autour de la boule cytoplasmique, en suite d'une contraction normale ou pathologique : *ra*, renflements cytoplasmiques accessoires. Vivants dans l'eau de mer. × 800.

FIG. **41**. Etape plus avancée de cette contraction. Dans la cellule d'en haut, des granules animés de mouvements browniens, dénotant un état pathologique. Eau de mer additionnée de dahlia. × 800.

FIG. **42**. Spermatozoïde vivant, dessiné à travers le corps de l'animal, avec un objectif à petit angle, montrant l'image illusoire de la striation transversale des auteurs. × 1000.

FIG. **43**. Spermatozoïde dessiné dans les mêmes conditions, mais donnant une image moins fausse, la striation transversale commence à céder la place à l'image d'un élément en spirale. × 1100.

FIG. **44**. Spermatozoïde vivant : *t*, tête; *p*, perles. × 1100.

FIG. **45**. Spermatozoïde vivant, probablement pas encore parfaitement achevé. Les « perles » se continuent longuement sur la queue. × 1100. (*S. minima*).

FIG. **46**. Spermatozoïde plus avancé, les perles ne se montrant que sur une portion limitée de la queue, plus loin elles sont remplacées par une ligne ondulante unie. × 1100.

FIG. **47**. Spermatozoïde encore plus avancé, les perles n'existent qu'à la région de la tête, sur toute la queue elles sont remplacées par une ligne ondulante unie. × 1100.

FIG. **48**. Spermatozoïde achevé, les « perles » ont disparu, la ligne ondulante unie, ou bord libre de la membrane ondulatoire, s'étend sur toute la longueur du spermatozoïde, à l'exception du filament procéphalique. Vivant dans l'eau de mer. × 1100.

FIG. **49**. *Sagitta minima*. Portion antérieure d'un spermatozoïde achevé. Acide nitrique d'ALTMANN; vert de méthyle; acide acétique à 1 o/o : *t*, tête; *mo*, membrane ondulatoire; *fp*, filament procéphalique. × 1800.

FIG. **50**. Deux études de la membrane ondulatoire dans la région de la queue. Même préparation que la FIG. **49**. × 1800.

FIG. **51**. Extrémité céphalique d'un spermatozoïde, repliée sur elle-même. Voir le texte. × 1100.

FIG. **52**. Extrémité céphalique d'un spermatozoïde de *Sagitta minima*, repliée sur elle-même. Voir le texte. × 1100.

FIG. **53**. Spermatozoïde à extrémité céphalique vésiculeuse. Voir le texte. × 1100.

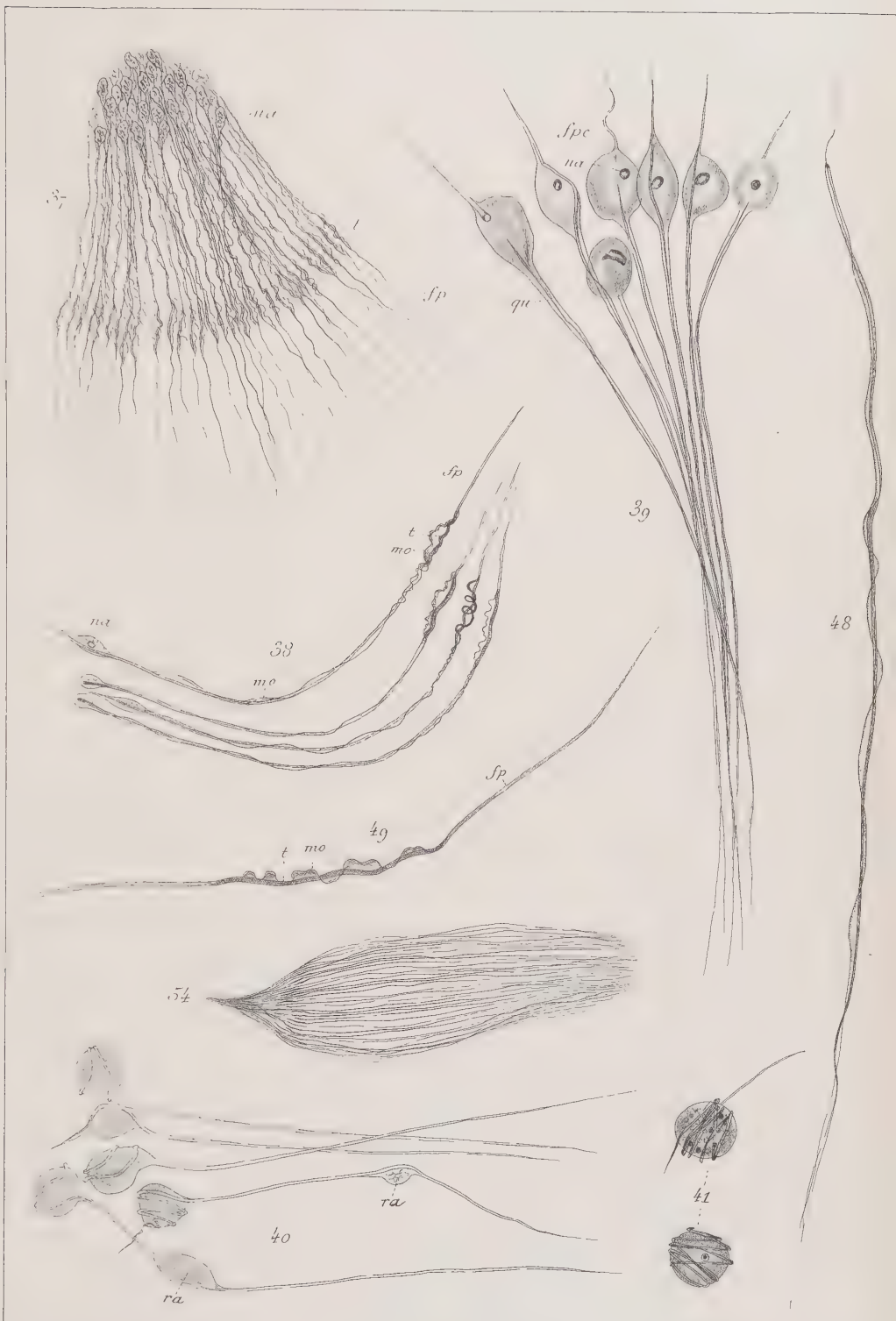
FIG. **54**. Faisceau de spermatozoïdes dans la vésicule spermatique. Sublimé; carmin alcoolique à l'HCl; alcool picrique; baume. × 360.

A. Bolles Lee, del.

Litho P.

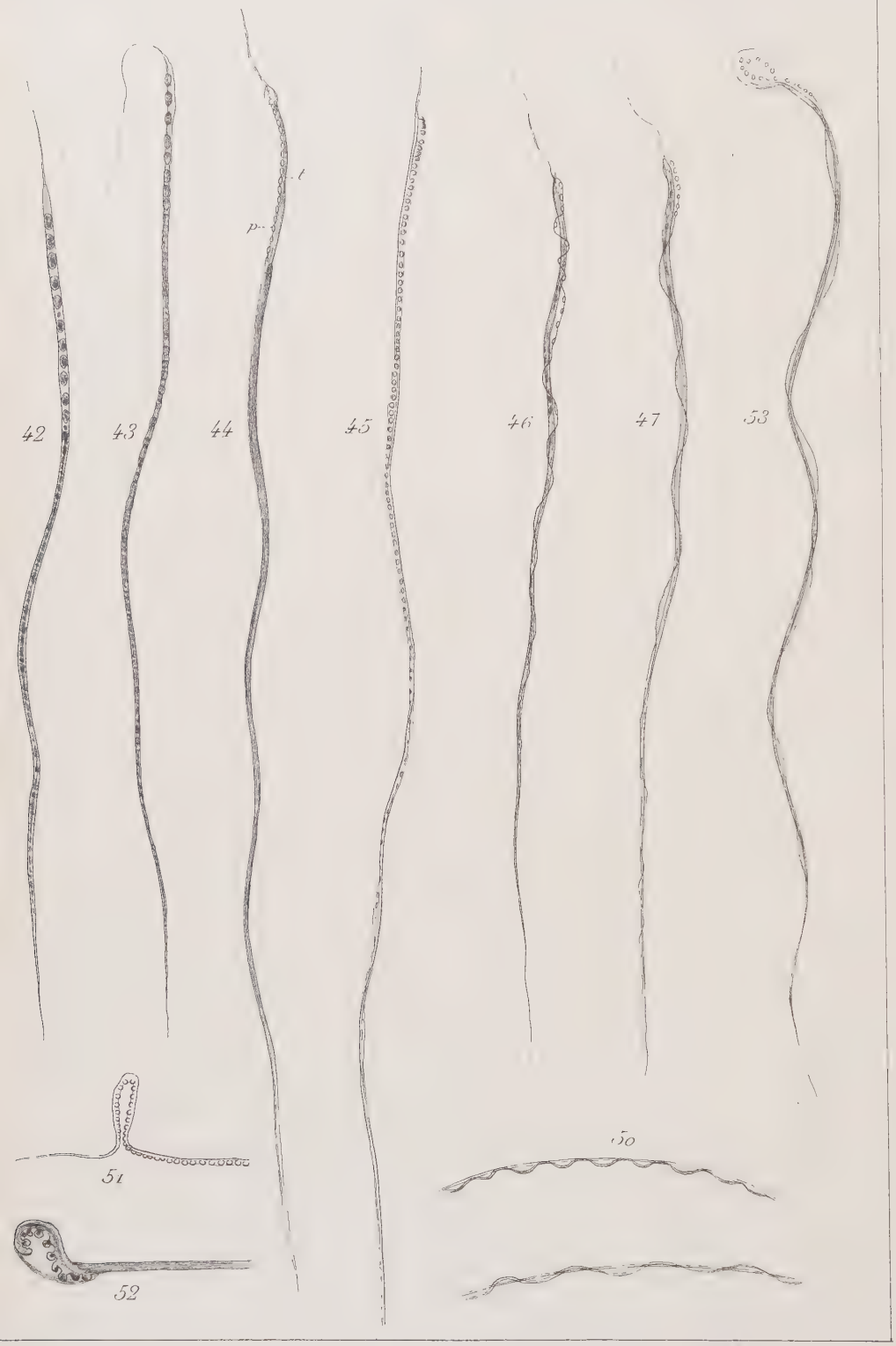
Planche I

ont.



A. Bolles Lee, del.

Lith.


42
43
44
45
46
47
53
50
51
52

OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

SUR LES

ÉLÉMENTS SÉMINAUX

des Gastéropodes pulmonés

PAR LE

Dr A. PRENANT

CHEF DES TRAVAUX HISTOLOGIQUES A LA FACULTÉ DE MÉDECINE
DE NANCY.

OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

SUR LES

ELEMENTS SÉMINAUX

des Gastéropodes pulmonés.

Dans un précédent travail(1) j'ai rassemblé ceux des faits que j'avais observés sur les éléments séminaux de la scolopendre, qui me paraissaient présenter quelque intérêt au point de vue cytologique. Continuant mes recherches sur la morphologie des cellules séminales, je présente aujourd'hui quelques observations faites sur les éléments séminaux des gastéropodes pulmonés.

Mon but principal dans le présent travail, est le même que dans le mémoire précédent auquel j'ai fait allusion. Je m'y propose d'élucider, si possible, l'origine du »Nebenkern» et de rechercher sa signification.

Qu'il me soit permis de rappeler quel a été le résultat auquel j'ai été conduit à cet égard dans mon étude sur les cellules séminales de la scolopendre. Je n'ai pas réussi à voir l'origine directe du Nebenkern aux dépens d'un reste fusorial, que Platner a constatée chez les gastéropodes pulmonés; je suis par contre tout disposé, à la suite de mes observations sur la scolopendre, à admettre que le Nebenkern se constitue indirectement avec les restes du fuseau, momentanément incorporés au cytoplasme sous forme de microsomes spéciaux, avant de se transformer en Nebenkern. En un mot, je me suis rangé à l'opinion de de la Valette St-George, qui défend une origine indirecte du Nebenkern aux dépens d'un reste fusorial.

(1) Prenant : Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie; La Cellule, t. III, p. 413.

Sur le terrain où je me place aujourd'hui en étudiant les gastéropodes pulmonés, j'ai dans PLATNER un devancier qui, dans plusieurs travaux successifs (1) chez les genres *Helix* et *Arion*, a réussi à fonder sur l'origine et le sort du Nebenkern une théorie fort remarquable. Il est dès lors facile de compendre le choix que j'ai fait des mêmes objets d'étude. J'ai voulu m'adresser aux genres *Helix* et *Arion* pour essayer de retrouver les faits avancés par PLATNER; je n'y ai réussi qu'en partie.

Bien que le but principal de mes recherches soit celui que je viens de dire, je ne crois pas superflu de faire connaître pour les gastéropodes, de même que je l'ai fait pour la scolopendre, les quelques résultats cytologiques que j'ai obtenus en dehors de ce sujet peut-être un peu spécial.

Loin de moi d'ailleurs la pensée de faire l'étude de la spermatogénèse des gastéropodes pulmonés, question qui a occupé KEFERSTEIN (2), VON BRUNN (3), DUVAL (4), BLOMFIELD (5) et PLATNER (6), sans cependant paraître avoir reçu de solution absolument définitive. Je dirai seulement que, d'après ce que j'ai pu voir, je penche du côté d'une opinion qui serait ainsi formulée.

Les » ovules mâles « de DUVAL, » cellules basales « de PLATNER, sont, je crois, des cellules qui, dans la glande hermaphrodite en pleine activité spermatogénétique, sont au repos. Ayant examiné des glandes hermaphrodites à une époque où la spermatogénèse se prépare, M. DUVAL a reconnu que les culs de sac glandulaires étaient presque vides, et que leur paroi était tapissée de cellule épithéliales, dont quelques-unes, différentiées et se distinguant des autres par leur taille plus considérable, allaient évoluer, les unes pour donner des ovules, les autres pour devenir des cellules-mères de spermatozoïdes ou ovules mâles. A côté de ces cellules, quiescentes dans la glande qui fonctionne, se trouvent des éléments qui sont au contraire en

(1) PLATNER : Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXV, 1885. — Id. : Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVI, H. 4, 1886. — Id. : Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVI, H. 4,3. — Id. : Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVII, H. 1.

(2) KEFERSTEIN : Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs, von BRONN, Fortg. von KEFERSTEIN Bd. III, Abth. 2.

(3) VON BRUNN : Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara; Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884.

(4) DUVAL : Recherches sur la spermatogénèse étudiée sur quelques Gastéropodes pulmonés; Paris, 1879.

(5) BLOMFIELD : The development of the Spermatozoa. Part. II, Helix and Rana; Quart. Journ of micr. Sc., Vol. XXI, 1881.

(6) PLATNER : Loc. cit..

pleine activité prolifération. Ceux-ci ont été évidemment produits par celles-là, que ce mode de production soit un bourgeonnement, ou qu'il se fasse par division indirecte. Les éléments en question sont les spermatogonies de Platner. Ces spermatogonies se divisent un certain nombre de fois, en donnant une forme cellulaire, le » spermatocyte «, qu'il ne me paraît pas absolument nécessaire de conserver avec Platner. Le résultat véritablement définitif des divisions successives d'une spermatogonie, ce sont des » spermatides «, c'est-à-dire des éléments qui, ne se divisant dorénavant plus, se transformeront en spermatosomes, ou spermatozoïdes.

Ainsi d'une part des éléments au repos (ovules mâles, ou cellules basales), d'autre part une lignée cellulaire dont les membres successifs (spermatogonie, spermatocyte, spermatide, spermatosome de de la Valette St-George et Platner) peuvent se réduire, ainsi que Gilson l'a établi pour d'autres types d'animaux, à deux échelons, les cellules-mères ou métrocytes, et les cellules-filles ou cellules spermatiques, les parents et les produits; tel est le contenu d'un cul de sac d'une glande hermaphrodite d'escargot ou d'arion en pleine activité fonctionnelle. Quant à élucider l'origine soit des cellules au repos, soit des cellules-mères ou spermatogonies, je n'en ai pas eu le loisir; je suis donc muet sur la nature des liens de parenté qui pourraient les unir. D'autres études (1) me disposent seulement à croire que ces deux types cellulaires sont liés génétiquement : le premier terme de la lignée cellulaire qui représente l'un des types cellulaires, la spermatogonie en un mot, serait fourni, à une époque antérieure à la spermatogénèse proprement dite, par l'autre type cellulaire, par la cellule basale ou ovule mâle, plus tard inactive, et qui par suite prendrait l'aspect tout spécial d'une cellule au repos; ces deux types cellulaires ne seraient ainsi que des formes d'une seule et même sorte.

Je n'insisterai pas davantage sur cette question de la morphologie de la glande hermaphrodite des gastéropodes pulmonés, question que je n'ai pas l'intention de résoudre. Il était nécessaire toutefois, avant d'entreprendre une étude de la morphologie des diverses cellules séminales, que je misse ces cellules à leur place dans l'ampoule sémifère, qu'en d'autres termes je fisse rapidement la morphologie de cet organe.

(1) Prenant : Étude sur la structure du tube séminifère des mammifères; Thèse de Nancy, 1887.

Objets et Méthodes de recherche.

Les animaux que j'ai examinés pour ces recherches appartiennent aux genres *Helix*, *Arion*, *Limax*. Ce sont : *Helix pomatia*, les petites espèces indigènes (*Helix hortensis*, *Helix memoralis*, *Helix sylvatica*), *Arion empiricorum*, *Limax campestris*, *Limax maximus*.

Ils ont été sacrifiés dans les mois de mai, juin et juillet.

J'ai employé les méthodes dont je me suis servi déjà pour mon étude sur la *Scolopendra morsitans* et le *Lithobius forficatus*.

Ce sont donc :

1° Comme réactifs fixateurs : *a)* Pour les dissociations, l'acide osmique, fort d'abord à $\frac{1}{100}$, puis faible à $\frac{3-2}{1000}$;

b) pour les coupes, la liqueur de Flemming, (ancienne et nouvelle, et aussi la solution de Fol), l'acide nitrique à $\frac{3}{100}$, le sublimé d'après la formule de Carnoy.

2° Les dissociations étaient le plus souvent examinées sans coloration; quant aux coupes, elles ont été colorées par la safranine ou le bleu d'Ehrlich, ou bien par le bleu d'Ehrlich et l'éosine à la fois. La coloration des coupes était suivie de la fixation de la couleur, et de la décoloration partielle suivant le procédé de Bizzozero.

3° J'ai fait enfin quelques observations à l'état frais, pour éprouver la valeur du procédé employé dans les dissociations.

Je divise ce travail en deux parties : la première a trait aux spermatogonies au repos d'abord, en division ensuite; la deuxième se rapporte aux spermatides, à leur différentiation en spermatosomes.

I.

Spermatogonies.

(PLANCHE I.)

1° Résumé des travaux de Platner.

A. Spermatogonie au repos.

PLATNER a décrit, dans le protoplasma des spermatogonies au repos de l'hélix et de l'arion, le Nebenkern, qui se trouve bien représenté déjà dans son plus ancien travail(1).

Pour cette partie de la description, qui concerne l'état quiescent des spermatogonies, il sera plus commode de rappeler les résultats de PLATNER en même temps que nous exposerons nos propres faits.

B. Spermatogonie en division.

PLATNER a représenté dans son travail(2) la succession des phases par lesquelles une spermatogonie passe avant de subir la division indirecte. Les spermatogonies de l'hélix et de l'arion fournissent en effet un bon matériel pour l'étude des stades préparatoires de la caryocinèse.

La FIG. 3 du travail cité de PLATNER, montre une spermatogonie à l'état quiescent. Le processus caryocinétique est préparé par la disparition de la charpente filamenteuse achromatique du noyau; les granules chromatiques, devenus libres à la suite de ce phénomène, se confondent en un certain nombre de gros grains, ronds ou ovales, (PLATNER, FIG. 4). D'après l'auteur, ces grains n'ont aucune connexion entre eux; ils sont donc libres dans la sève nucléaire. Ces grains éprouvent ensuite des divisions régulières (PLATNER, FIG. 5), qui les partage en segments de même taille; ceux-ci en s'écartant les uns des autres, laissent voir qu'entre eux existent de nouveau des filaments qui les relient (PLATNER, FIG. 6); il en résulte un réseau à nœuds chromatiques. Bientôt le contenu du noyau consiste en un grand nombre

(1) PLATNER : Ueber die Spermatogenese, etc.

(2) Idem : Ueber die Entstehung, etc.

de petits granules chromatiques, entre lesquels la FIG. 7 de PLATNER ne fait de nouveau plus voir de filaments d'union achromatiques; ces granules sont les microsomes, au milieu desquels les nucléoles se distinguent par leur taille. Les microsomes ensuite s'agencent en lignes courbes; toutes ces lignes partent d'un certain point voisin de la périphérie du noyau, et s'incurvent après un certain trajet pour revenir à leur point de départ (PLATNER, FIG. 8). La situation de ce point est déterminée par le Nebenkern, qui se trouve toujours en une région du cytoplasme très proche du noyau, et même, à ce moment, entre en relation avec lui.

En un stade ultérieur (PLATNER, FIG. 9), les anses chromatiques, formées par l'agencement des microsomes en files courbes, se contractent, se pressent les unes contre les autres, de telle sorte qu'elles constituent toutes ensemble une figure semi-lunaire, dont la concavité est dirigée vers le centre de la cavité nucléaire; celle-ci contient encore le suc nucléaire et les nucléoles. Les microsomes grossissent alors, tandis que les nucléoles et le Nebenkern, qui est entré en connexion avec les anses chromatiques, diminuent d'autant et finissent par disparaître. Il est donc certain pour PLATNER qu'ils sont employés à la formation du peloton chromatique. A ce moment le peloton ne présente plus l'arrangement polaire qu'il offrait auparavant, attendu que le Nebenkern, cause de cette polarité, a disparu; le peloton devient arrondi, se retire au centre de la cavité nucléaire, puis y forme une étoile multiradiée (PLATNER, FIG. 10). Suivent les stades de la plaque équatoriale (PLATNER, FIG. 11, 12, 13, 14), de la segmentation longitudinale (15), de la métakinèse (16), de la formation des noyaux-filles (17. 18, 19). Les FIG. 20-25 du même travail, montrent comment chacune des cellules-filles se constitue en une jeune spermatogonie identique à la spermatogonie-mère.

Celles de ces cellules-filles que l'on trouve disposées autour d'une cellule basale ne correspondent plus, selon PLATNER, à des spermatogonies, mais à des spermatocytes. Cette situation particulière, qui n'est le résultat évidemment que d'un défaut de place dans l'intérieur de l'ampoule glandulaire, est le seul criterium à l'aide duquel PLATNER distingue ses spermatocytes. C'est dire que le type cellulaire que DE LA VALETTE S^{t}-GEORGE avait eu sans doute de bonnes raisons à nommer ailleurs spermatocyte, PLATNER veut le retrouver ici, même sans nécessité, et en l'absence de tout caractère suffisamment distinctif. Les spermatocytes sont en effet tout simplement ici les dernières spermatogonies produites par division; cette division ne présente, PLATNER

le reconnaît, rien de particulier. Mais les cellules issues de cette division sont cette fois des éléments d'un type spécial et tout à fait nouveau; ce sont les spermatides, que leur destinée caractérise très bien : les spermatides en effet, sans subir dorénavant de division, se transformeront directement en spermatozoïdes. Dès que les spermatides sont produites par division des plus récentes spermatogonies ou spermatocytes, il se passe un phénomène fort remarquable. Du peloton éparpillé du noyau-fille sort le Nebenkern, qui en est pour ainsi dire excrété et va former dans le protoplasme un corps indépendant, pareil à celui que les spermatogonies et spermatocytes présentent à l'état de repos (PLATNER, FIG. 26-30).

Nous venons de parcourir, d'après PLATNER, les différentes étapes dans lesquelles se constituent successivement les spermatogonies, les spermatocytes et les spermatides.

Dans un travail antérieur (1), PLATNER avait décrit sommairement, et représenté, fig. 5-9, la division des spermatogonies.

Dans un autre travail encore(2), il montre, dans ses FIG. 3-8, les phases de la division des spermatocytes. Les figures qui accompagnent ce dernier travail nous paraissent d'ailleurs beaucoup plus conformes à la réalité que la plupart de celles des précédents mémoires.

Autant de travaux, autant de descriptions différentes et de dessins qui ne se ressemblent pas.

J'y ajouterai la description de mes propres observations, en commençant par l'examen de la spermatogonie à l'état de repos.

2° Observations personnelles.

A. *Spermatogonie en repos.*

La structure du noyau des spermatogonies ne présente rien de particulier; c'est-a-dire que l'on pourrait lui décrire, comme parties morphologiquement différentiées, un réticulum achromatique avec des » microsomes « chromatiques et un ou deux nucléoles chromatiques, en d'autres termes un réseau plastinien avec un boyau nucléinien très irrégulièrement constitué. Le protoplasme au contraire nous offre à considérer des formations très spéciales. Le protoplasma se montre, sur des éléments disociés, fortement

(1) Ueber die Spermatogenese, etc.

(2) Zur Bildung der Geschlechtsprodukte, etc.

granuleux, ou plutôt parsemé de lignes courtes et onduleuses, ainsi que DE LA VALETTE St-GEORGE l'a signalé déjà pour les spermatogonies de la blatte (1) et de la forficule (2). Souvent le cytoplasme forme autour du noyau une zone plus foncée que ne l'est le reste du corps protoplasmique. Dans ce protoplasma plus sombre, on constate l'existence d'un corps de forme variable, le Nebenkern, très bien décrit déjà par PLATNER. D'après cet auteur, le Nebenkern aurait une forme différente chez l'helix et chez l'arion: il serait de forme polygonale, et plus exactement pentagonale chez l'arion, et aurait la figure d'un peloton chez l'helix. Bien qu'en effet le plus souvent FIG. **1**, il en soit ainsi que PLATNER l'a représenté, cependant j'ai constaté que la forme pelotonnée caractéristique du Nebenkern dans la spermatogonie de l'helix pouvait aussi se rencontrer dans celle de l'arion, FIG. **2**, et inversément. En conséquence on est amené à penser que ces deux formes ne font que représenter deux stades du développement du Nebenkern, stades qui dans les deux genres *Helix* et *Arion* seraient d'une durée inversement longue.

Ce que PLATNER ne décrit pas, et qui a certainement de l'importance, c'est l'existence dans certaines spermatogonies de Nebenkern rudimentaires et disséminés dans l'intérieur du protoplasma. Ceux-ci paraissent sous la forme de simples épaississements de ces bâtonnets tortueux dont le protoplasma se trouve constitué, FIG. **3**. Ce qui m'autorise à traiter de Nebenkern de pareilles différentiations protoplasmiques, c'est en premier lieu l'existence, entre elles et les Nebenkern parfaitement constitués, de formes intermédiaires, et c'est en second lieu certaine réaction qui leur est commune à tous deux. Quand en effet on fait agir l'acide osmique pendant un temps assez long, ou même dans certaines circonstances dont j'ignore les conditions de développement, après un séjour assez court de la pièce dans le réactif, on voit que les Nebenkern rudimentaires et parfaits prennent une teinte noirâtre et même noire. Ici donc, comme chez la scolopendre (3), le Nebenkern parfait et unique résulte de la soudure de Nebenkern rudimentaires et multiples, qui à leur tour proviennent de la différentiation d'un certain nombre de travées protoplasmiques, dont les rapports sont devenus autres. Ces idées sur le modes de formation du Nebenkern ont été exposées

(1) DE LA VALETTE St-GEORGE : Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVII.

(2) ID. : Kölliker's Festschrift, 1887.

(3) PRENANT : Loc cit.

pour la première fois par DE LA VALETTE St-GEORGE; et les faits que je viens de rapporter sur les mollusques gastéropodes viennent une fois de plus en confirmer l'exactitude.

L'aspect des spermatogonies, sur des coupes, m'a paru tout autre que celui que montraient les dissociations. Je dois déclarer tout d'abord, qu'en suivant la méthode indiquée par PLATNER pour la fixation et la coloration des pièces, je n'ai jamais réussi à trouver le Nebenkern tel que cet auteur le figure et tel que mes dissociations mêmes me le faisaient voir. Ce corps ne se colorant pas par les réactifs que fixe la chromatine (violet de gentiane, safranine), ainsi que l'a déjà observé PLATNER, j'ai cherché à le mettre en évidence avec des colorations doubles au bleu d'Ehrlich et à l'éosine. L'action de l'éosine m'a alors offert des particularités dignes de remarque.

Dans certains cas, une zone de protoplasma entourant immédiatement le noyau était colorée plus fortement en rose, FIG. 7. D'autres fois, il existait quelque part dans le corps protoplasmique une ou deux plages plus colorées que le reste. Quelquefois ces plages affectaient une forme contournée qui rappelait celle du Nebenkern, FIG. 4. Ces diverses régions, que leur cou leur rose plus foncée caractérisait, correspondent évidemment aux parties de protoplasma différentié, que les dissociations nous ont montrées.

Certaines cellules présentaient des formations très particulières, qui semblent être les mêmes que PLATNER a vues, non pas chez les gastéropodes pulmonés, mais chez les lépidoptères (1). Voici quelle est la description de PLATNER. Il signale d'abord l'existence, à l'une des extrémités de la cellule séminale, de nombreux prolongements pâles, formés d'une substance délicate comme exsudée à travers les pores de la membrane. Ces prolongements se trouvent dans des cellules qui en sont à une phase quelconque de leur existence, et qui se trouvent même en voie de division. Ils sont pédiculés et peuvent à un moment donné se séparer complétement de la cellule, op. cit., FIG. 4.

Ailleurs PLATNER s'exprime ainsi : » Le protoplasma des spermatocytes possède-t-il un Nebenkern? A première vue, on serait tenté de répondre affirmativement à cette question; car il se trouve presque constamment dans le protoplasma un corps conformé d'une façon toute particulière, que l'on pourrait très bien considérer comme tel. Ce corps est de figure variable, irrégulière; il est homogène et de petite taille. Il est situé d'habitude dans

(1) PLATNER : Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung; Intern. Monatschrift für Anat. und Hist., Bd III, 1886.

une sorte de cavité, de telle sorte qu'il paraît entouré d'un espace clair. On le trouve le plus souvent à la partie basale de la cellule, plus rarement à côté du noyau; jamais on ne le rencontre à l'extrémité de la cellule. Un aspect très spécial est celui-ci : il est souvent en continuité directe avec un élément semblable d'une cellule voisine, de telle sorte que ces deux éléments constituent un pont anastomotique qui s'étend de l'une à l'autre cellule, FIG. 1. Souvent on trouve de tels ponts en grande abondance. J'ai vu parfois des cellules, qui de cette façon se reliaient à trois de leurs voisines. Quoique cette disposition ne s'oppose pas absolument à la nature de ces formations comme Nebenkern, il y a toutefois une série de faits qui permettent de rejeter avec certitude une telle signification. Tout d'abord parle contre cette idée ce fait que, dans les cellules séminipares d'hélix, se trouve parfois un corps absolument correspondant, à côté et indépendamment du Nebenkern. Ici aussi ce corps établit une union entre les deux cellules voisines, FIG. 2. Cependant sa présence est très rare. Et puis la manière dont il se comporte diffère considérablement de celle du Nebenkern, telle qu'elle a été constatée jusqu'à présent chez l'*Helix* et la *Blatta*. Le corps en question persiste notamment jusqu'à la formation en fuseau, avec lequel il n'entre ni en rapport de situation ni en relation génétique, pour pâlir peu à peu et disparaître pendant la transformation que subit le protoplasma lors de l'extension des asters. Son rôle est par conséquent définitivement terminé aussi ne se reproduit-il plus après la division. «

Ainsi, d'après PLATNER, ce corps serait bien différent du Nebenkern.

Quant à moi, voici ce que j'ai pu constater. J'ai dit déjà que je n'avais pas réussi à retrouver sur mes coupes un Nebenkern typique, avec la forme sous laquelle les dissociations me le présentaient. J'y ai trouvé par contre des corps comparables à celui que PLATNER décrit et chez les lépidoptères et chez les mollusques. Ces corps se sont montrés principalement sous les aspects suivants : 1° d'une tache arrondie, colorée par l'éosine en rose assez intense, et reliée ou non au noyau par un filament délicat, FIG. **5**; 2° d'un peloton à deux ou trois anses, fortement teinté en rose, FIG. **4**; 3° d'une tige plus ou moins contournée, s'étendant souvent d'une cellule à sa voisine, ou même unissant plusieurs cellules entre elles, ainsi que PLATNER l'avait vu, FIG. **6, 7, 8**. Il est digne de remarque que les deux cellules, que l'on trouve si souvent reliées par un corps anastomotique de cette nature, ne sont d'une façon presque constante pas pareilles. Il vient immédiatement à l'esprit d'expliquer ce fait parce que les cellules ne seraient pas intéressées

de la même façon par la coupe. Je suis à peu près convaincu par l'examen de coupes sériées qu'une telle explication n'aurait pas de valeur, et qu'il existe très souvent une dissemblance réelle entre les cellules qu'une tige anastomotique relie.

Quant à décider si le Nebenkern et les corps en question sont ou non deux choses distinctes, cela m'est difficile, sinon impossible, puisque je ne puis affirmer que j'aie nettement vu ce que PLATNER a observé : le Nebenkern et ce corps existant côte à côte dans un même élément. Je suis disposé à accorder à PLATNER qu'il s'agit de deux formations indépendantes l'une de l'autre; mais je ne puis cependant considérer comme suffisamment établie la distinction que fait entre elles PLATNER. Il y a des aspects (figure en peloton) qui participent à la fois des caractères de l'une et de l'autre, FIG. **4**. Pour toutes ces raisons, il me répugne de penser qu'il s'agit là d'un corps nouveau, méritant une appellation nouvelle, que d'ailleurs PLATNER n'a pas osé lui imposer.

B. Spermatogonie en division.

Passons à présent aux phénomènes de la division indirecte dans les spermatogonies de l'hélix et de l'arion.

La série de figures que je représente de **9** à **14**, dont le premier terme, la FIG. **9**, dérive directement du noyau au repos des FIG. **5** à **8**, nous représente par conséquent la phase initiale de la caryocinèse, et correspond par suite aux phénomènes du pelotonnement et de la scission en travers. Il doit en être ainsi si l'on songe que : 1° la FIG. **9**, premier stade de la série, est le résultat plus ou moins immédiat de la transformation du noyau au repos; 2° les diverses figures de **9** à **14**, sauf peut-être la FIG. **14**, que j'ai numérotée dernière uniquement parce qu'elle me paraît un peu aberrante, sont assez étroitement reliées les unes aux autres pour former une série. Cette interprétation des FIG. **9** à **14**, qui m'était venue naturellement à l'esprit, je n'osais toutefois la mettre en avant, à cause de l'étrangeté des phénomènes de pelotonnement et de fragmentation transversale représentés par ces figures, quand M. le professeur CARNOY, ayant bien voulu examiner mes dessins, est venu me confirmer dans ma pensée, en me faisant connaître qu'il interprétait ces figures comme des phases de pelotonnement et de scission transversale, et qu'il avait vu chez les crustacés des images tout à fait semblables (1).

(1) CARNOY : *La Cytodiérèse chez les Arthropodes*; La Cellule, t. I, fasc. 2.

Avant de comparer aux figures de Carnoy les miennes, il est nécessaire d'étudier successivement et d'un peu plus près celles-ci, groupées dès à présent ensemble pour former la phase initiale de la caryocinèse. De la fig. **9**, qui représente un début de pelotonnement avec commencement de fragmentation, on passe à la fig. **10**, dans laquelle les fragments se juxtaposent de manière à former par leur réunion en courtes files, et par l'inflexion de ces files à leur tour, des figures plus ou moins condensées, de forme arrondie ou polygonale. Les dessins **10***a* et **10***b* sont des exagérations de la disposition déjà indiquée en **10**. La concentration des fragments nucléiniens, leur tassement en masses compactes sont plus marqués en **11**. La fig. **10** diffère de la fig. **11** en ce que les amas chromatiques sont reportés vers la périphérie. Leur situation périphérique se maintient dans la fig **13**, qui diffère des précédentes parce que le réticulum achromatique n'y est pas visible. Quant à la fig. **14**, le numéro dont je la désigne n'indique pas nécessairement suivant moi, que la phase qu'elle représente succède à celle de la fig. **13**. J'avoue ne savoir trop où placer cette fig. **14**. N'est-elle qu'une variante de la fig. **9**, dont les granules chromatiques seraient reportés à la périphérie du noyau? Précède-t-elle immédiatement la fig. **11**, et n'est-elle qu'une variation des fig. **10***a* et **10***b*? Suit-elle au contraire les phases des fig. **11**, **12** et **13**, et dérive-t-elle de cette dernière par désagrégation des amas chromatiques en leurs granules constitutifs? C'est ce que je ne déciderai pas.

Cette série que nous venons de parcourir, si elle représente la phase initiale d'une cinèse, correspond aux fig. 4-7 et même 4-10 de Platner (1), Les figures que nous représentons en **11**, **12**, **13** répondent évidemment à la fig. 4 de Platner, qui occupe dans la série 4-7 de cet auteur une tout autre situation que nos dessins **11**, **12**, **13**, car au lieu que celles-ci sont les dernières de notre série, la fig. 4 de l'auteur est initiale et suit immédiatement le noyau au repos. Cette fig. 4 de Platner conduit par les stades représentés en 5, 6 et 7 à une phase 8 qui ne ressemble en rien à la dernière figure de notre série. En somme, on pourrait faire coïncider jusqu'à un certain point mes dessins considérés isolément avec ceux de Platner; mais si l'on voulait les mettre en série, l'ordre de cette série serait inverse pour mes dessins et pour ceux de Platner.

La ressemblance entre les images que je donne et celles de Platner n'est d'ailleurs pas absolument complète. Il n'est pas un seul de mes dessins,

(1) Platner : Ueber die Entstehung etc.

sauf celui de la FIG. **13** sur lequel je vais m'expliquer, où le réticulum achromatique fasse défaut. Au contraire PLATNER fait d'abord, FIG. 4, disparaître ce réticulum; en 6, on le retrouve, puis il disparaît avec sa FIG. 7, et devra reparaître ensuite, sous une autre forme il est vrai, quand le fuseau achromatique se constituera, FIG. 11. Il faut convenir qu'il y a quelque chose d'étrange dans ces disparitions et réapparitions successives de la portion achromatique du noyau, dans le cours d'une seule et même cinèse. Il n'est d'ailleurs nullement exact de dire que le réticulum cesse d'exister à un moment donné. Si à une certaine époque, FIG. **13** de notre planche, FIG. 4 de PLATNER, il ne se voit pas, je crois que cela tient à son extrême ténuité, et à ce que sur le fond incolore du noyau il ne se détache pas; en tout cas, en des stades, FIG. **11** et **12** de notre mémoire, très voisins de la FIG. **13** et de la FIG. 4 de PLATNER, et plus semblable même à la fig. en question de PLATNER que ne l'est notre dessin **13**, on l'aperçoit sans trop de peine.

Ainsi la série de nos FIG. **9** à **14** représente la phase initiale de la division nucléaire. Or, avec la FIG. **13** qui est fort probablement la dernière de cette série, nous nous trouvons en présence d'une image qui ressemble fort à une plaque équatoriale. Je ne crois cependant pas que l'on puisse interpréter de cette façon cette figure, et dire que nous sommes arrivé avec elle à la fin de la phase initiale ou prophase, c'est-à-dire à la formation de la couronne ou plaque équatoriale. J'ai trouvé en effet côte à côte de 5 à 6 noyaux se montrant sous cet aspect de la FIG. **13**; si celle-ci était une couronne équatoriale coupée en travers, il faudrait admettre que dans ces 5-6 noyaux la coupe a passé chaque fois par le plan équatorial; c'est difficile à imaginer. De plus cette forme, pareille à une plaque équatoriale, mais qui, croyons-nous, appartient cependant au stade de pelotonnement, CARNOY (1) l'a trouvée chez la *Squilla mantis* où elle termine, FIG. 255, le pelotonnement commencé à la FIG. 254. D'autre part cet auteur représente en 263 une plaque équatoriale de la cinèse chez le même animal. Que l'on compare la FIG. 265 qui appartient à la phase de pelotonnement, et la FIG. 263, qui est une plaque équatoriale, on sera frappé de la ressemblance qu'elles présentent à ne les considérer qu'isolément, sans tenir compte des phases qui les ont précédées ou suivies, et l'on comprendra qu'à ne voir que ces deux figures, on puisse être tenté de les confondre, en les attribuant l'une et l'autre à la couronne

(1) CARNOY : Loc, cit.

équatoriale. J'ai dit pourquoi dans mes préparations il ne peut en être ainsi. Il ne manque pas, dans le travail de CARNOY, de ces formes pelotonnées avec scission graduelle en bâtonnets qui se présentent de telle sorte qu'elles arrivent à simuler une couronne équatoriale. Telle est entre autres celle de la FIG. 96 de la » Cytodiérèse des Arthropodes « que les FIG. 97, 98 et 99 conduisent à la couronne équatoriale représentée dans la FIG. 100.

Ainsi donc, avec notre FIG. **13**, nous ne sommes pas arrivé encore au terme de la phase initiale de la cinèse. M. le professeur CARNOY pense que cette figure précède immédiatement la couronne équatoriale, mais elle n'est pas cette couronne même.

Voyons comment PLATNER arrive à la plaque équatoriale. Par l'arrangement en séries linéaires, à trajet curviligne, des microsomes isolés de sa FIG. 6, s'obtient la FIG. 8. La FIG. 9 n'est que l'exagération de la disposition représentée en 8; la FIG. 10 est une vue polaire du stade de la FIG. 9. La phase 9-10 conduit à la plaque équatoriale de la FIG. 11, où cette plaque n'est pas encore constituée. Il faut, pour qu'une plaque équatoriale telle que celle de la FIG. 12 se réalise, que les granules isolés de la FIG. 11 se concentrent de manière à former des grains chromatiques volumineux. Voilà certes un processus qui est loin d'être conforme à ce que l'on sait ailleurs de la formation de la plaque équatoriale. D'habitude, en effet, à mesure que le boyau nucléinien s'approche de ce stade, ses tendances à la segmentation transversale d'abord, longitudinale ensuite, se manifestent de plus en plus. Au moment où la couronne équatoriale va se former, la segmentation transversale s'est opérée le plus souvent déjà; sinon elle se fait à l'équateur même, le boyau ayant pris déjà une situation équatoriale, alors qu'il est encore continu; quant à la division longitudinale, c'est le plus souvent pendant, quelquefois même après le stade équatorial, qu'elle s'opère (CARNOY). En tout cas il y a toujours, en ce stade ou à ses approches, plutôt augmentation que diminution dans le nombre des segments chromatiques. Voilà pourquoi je ne puis comprendre les FIG. 11 et 12 de PLATNER, suivies d'ailleurs par la FIG. 15, représentant la division longitudinale des gros grains de la FIG. 12 qui résultent de l'agglutination des granules de la FIG. 11.

Je veux appeler à présent l'attention sur une autre série, qui commence avec des images telles que la FIG. **15**, c'est-à-dire avec des formes pelotonnées franches, où l'on voit le peloton muni çà et là d'épaississements qui, pour BALBIANI, seraient l'expression de véritables disques transversalement

placés, au lieu que pour Carnoy se seraient plutôt des renflements d'un filament nucléinien continu; Carnoy cependant n'exclut pas la constitution du filament nucléinien par des disques alternativement incolores et colorés, par des disques en d'autres termes, successivement dépourvus et pourvus de chromatine(1). Pour ces pelotons chromatiques des spermatogonies en division de l'hélix et de l'arion, je suis assez disposé à croire qu'il s'agit d'épaississements très localisés d'un filament nucléinifère continu; car les segments qui séparent ces parties épaissies et très colorées, prennent quelque peu la coloration, ce qui tend à prouver qu'ils ne sont pas absolument privés de chromatine. Le peloton ainsi constitué se montre en la fig. **15** déjà sectionné transversalement, au moins en partie. La fig. **16** fait voir comment les tronçons, qui ont la forme d'anses, se disposent dans une situation périphérique, de façon à tourner leur sommet vers le centre du noyau, rayonnent, en un mot, autour du centre. L'arrangement radié devenant plus marqué encore, on obtient les fig. **17** et **17***a*. Celle-ci diffère de la précédente en ce que les segments en V sont disposés en faisceaux qui, se trouvant sur cette figure au nonbre de 4, dessinent une croix. L'étroite juxtaposition des segments sur ce dessin, leur parallélisme à peu près rigoureux, font penser qu'ils sont peut-être le résultat d'une récente division longitudinale. Ces deux dernières images sont évidemment empruntées à des couronnes équatoriales.

La fig. **17***b*, est une simple modification des précédentes; elle se trouve sans aucun doute au même stade, que caractérise l'arrangement radié des segments en forme de V; seulement c'est une couronne équatoriale qui n'a pas encore une situation franchement équatoriale, parce qu'apparemment elle dérive d'un peloton qui, au lieu de s'être déroulé dans toute l'étendue du noyau, s'est concentré dans une région limitée et périphérique de la sphère nucléaire. La fig. **18** fait voir un peloton très serré qui occupe une pareille situation. Quant à la fig. **19**, elle représente évidemment, soit une des phases par lesquelles passe le peloton pour se tasser, soit au contraire l'une de celles par lesquelles une fois tassé, il se déroule. J'ai obtenu toutes sortes d'intermédiaires entre un peloton à circonvolutions lâches et le peloton condensé, au point de devenir indistinct, que représente la fig. **18**.

Cette série peut être considérée comme ayant tout autant de cohésion que la précédente. Je la fais commençer avec une figure précédant la fig.

(1) Carnoy : *Biologie cellulaire*, p. 231, fig. 90, etc.

15, c'est-à-dire avec un peloton non encore segmenté; par une modification de ce peloton, accompagnée de migration, s'obtient la FIG. **19**, qui a pour prélude la FIG. **18**. La FIG. **15** ensuite représente un peloton en train de se scinder transversalement; en **16**, cette scission est opérée, et les anses chromatiques prennent une orientation radiée qui, dans les FIG. **17** et **17***a*, s'accentue et correspond à la formation de la couronne équatoriale; la FIG. **17***b* est une forme de couronne équatoriale dérivée du peloton représenté dans la FIG. **19**.

Je ne suis pas le seul à avoir trouvé de ces formes cinétiques caractérisées par un retrait du peloton et sa limitation à une certaine région du territoire nucléaire. Le peloton, d'après CARNOY, peut se retirer soit d'un côté soit au milieu du noyau, au lieu d'en occuper toute l'étendue. La concentration du peloton vers le milieu de la sphère nucléaire s'observe sur les FIG. 231 et 238*a* et *b* de la » Cytodiérèse des Arthropodes « La FIG. 238*a* se trouve expliquée de la façon suivante par l'auteur : c'est une » forme pelotonnée à anses parallèles et se retirant déjà vers l'équateur; la membrane du noyau existe encore, il n'y a pas d'asters «; il en résulte la couronne équatoriale de la FIG. 238*b*. Remarquons en passant qu'en cette phase 238*b*, que l'on peut, tout ou moins de par sa situation, appeler couronne équatoriale, le peloton n'a pas encore éprouvé de scission transversale; tout au plus quelques tronçons seulement sont-ils déjà constitués.

Si maintenant nous jetons les yeux sur la FIG. **19** du présent mémoire, nous y trouvons un peloton très contourné qui peut-être déjà se trouve segmenté en partie (ce qu'il est impossible de constater à cause du tassement de ce peloton), et qui le sera complétement dans le dessin **17***b* dérivé évidemment de **19**. Entre la figure pelotonnée **19** et le peloton figuré par CARNOY en 238*a*, je ne vois qu'une différence dans la situation qui, périphérique dans l'une, est centrale dans l'autre. Entre mes deux FIG. **17** et **17***b* je ne vois de même qu'une différence de position des segments chromatiques; ces deux figures appartiennent bien à la même phase, celle de la couronne équatoriale réalisée manifestement en **17**. Or la FIG. **17***b* dérive sans aucun doute de la FIG. **19** dont le peloton s'est segmenté. Il en résulte que cette FIG. **19** a la signification d'une phase qui précéderait immédiatement la couronne équatoriale, mais une couronne équatoriale à situation périphérique, et que dès lors elle peut être mise sur le même rang que l'une des FIG. 231, 238*a* du travail de CARNOY, qui marquent le prélude d'une couronne équatoriale, à situation franchement équatoriale cette fois.

Je ne veux pas dire que les bâtonnets de la FIG. **17***b* ne s'ordonneront pas plus tard, à un moment donné, suivant un plan équatorial. Mais j'entends indiquer que déjà, en la situation périphérique qu'ils occupent en **17***b*, ils appartiennent à une phase comparable à celle de la FIG. **17**; car selon moi l'acheminement ultérieur de ces anses vers l'équateur, si du moins il se fait, ne saurait avoir à lui seul la valeur d'une phase cinétique.

Une question peut ici m'être posée? Comment se fait-il que j'aie décrit des couronnes équatoriales sans qu'il se trouve encore de fuseau même ébauché? Je ne puis fournir que cette réponse : le fuseau se constitue d'une façon tardive. Je ne suis pas seul d'ailleurs à représenter des arrangements équatoriaux d'anses chromatiques sans fuseau; j'invoque à cet égard la FIG. 158*b* de CARNOY, où le fuseau n'a pas encore paru, et où cependant » les tronçons s'ordonnent à l'équateur «. Dans la cellule voisine 158*d*, la couronne équatoriale est totalement constituée avec son fuseau. Il y a entre les FIG. 158*b* et 158*d* de CARNOY le même hiatus que je trouve entre mes figures de couronne équatoriale, et des images de couronne équatoriale avec fuseau que je fournis dans la FIG. **20**. Ici comme là, nous sautons d'un noyau sans fuseau, à anses chromatiques disposées à l'équateur et même irradiées, à un autre noyau muni d'un fuseau, sur les filaments duquel se trouvent tendus des segments chromatiques qui n'ont plus la configuration d'anses, mais ont pris une forme plus ramassée, et qui sont disposés suivant l'équateur du fuseau en arrangement radié.

Cette lacune, je n'ai pu la combler, et je me console en ce qu'un observateur tel que CARNOY, paraissant s'être trouvé dans les mêmes conditions que moi, n'y a pas réussi davantage. Donc, la série des FIG **15** à **19** ne peut être rattachée directement à l'aide des seuls faits que j'ai observés à une série suivante qui commencerait avec la FIG. **20**. Elle ne peut l'être davantage, reconnaissons-le tout de suite, avec la série précédente, FIG. **9** à **14**.

Par conséquent, si les séries **9** à **14**, **15** à **19** et **20**-... appartiennent à une même cinèse, cette succession de phases caryocinétiques se trouve interrompue en deux endroits : entre **14** et **15**, entre **19** et **20**. La lacune peut être comblée entre **19** et **20** de la façon que j'ai dite plus haut, en supposant une phase intermédiaire, sans doute rare et par suite rapide, où le fuseau se constitue et où les anses chromatiques changent de forme. Quant à l'hiatus qui sépare **9** à **13** et **14** d'une part, et **15** de l'autre, il me paraît plus difficile de le remplir. En supposant que **14** et non **13** soit bien réellement la dernière étape de cette série, agençant ensuite les grains isolés de la FIG. **14**

en tronçons tels que ceux des FIG. **15** et **16**, le lecteur comblera cette lacune. Il supposera alors un processus très comparable à celui que PLATNER invoque pour obtenir, aux dépens de sa FIG. 7, ses FIG. 8 et 9 très semblables à notre dessin **19** par exemple. Dans ce cas, la segmentation transversale se serait préalablement opérée suivant un mode tout particulier qui se déroule dans les étapes des FIG. **9** à **14**.

Une autre supposition est possible : au lieu que les FIG. **9** à **20** représentent une série de phases d'une seule et même cinèse, on peut penser que les FIG. **9** à **14** et **15** à **19** sont deux modes dissemblables du pelotonnement de deux cinèses différentes dont le processus deviendrait commun à partir des phases **20** et suivantes. Enfin on peut supposer qu'il sagit de cinèses de deux sortes d'éléments, par exemple de spermatogonies et de spermatocytes, (si du moins ces deux sortes existent réellement), et que dans ce cas la phase initiale de la cinèse serait différente dans l'une et dans l'autre. Ce fait, PLATNER, qui cependant distingue des spermatogonies et des spermatocytes, ne l'admet nullement; car il dit que la division se fait dans les deux types cellulaires de la même façon.

Tels sont les faits que j'ai observés, avec l'interprétation qui me paraît leur convenir le mieux.

J'ajouterai, à propos de la division des cellules-mères de l'hélix et de l'arion certaines remarques qui ne sont qu'une confirmation de résultats que j'ai obtenus précédemment chez la scolopendre (1).

La FIG. **21** représente un fuseau réticulé. A une époque où la forme fuselée est bien évidente, le réticulum nucléaire existe encore.

La FIG. **22** est destinée à montrer un fuseau dont l'axe seul supporte les bâtonnets chromatiques.

En **23** se trouve représenté tout ce que j'ai vu qui pût passer pour une plaque cellulaire produite sur le fuseau, une plaque fusoriale par conséquent.

Les autres dessins, FIG. **24** à **31**, ont trait à la régression du fuseau. Les principales formes sous lesquelles s'effectue cette régression chez la scolopendre, je les ai retrouvées ici; il ne manque que la tige fusoriale tendue entre deux cellules, que je n'ai pas observée chez les mollusques. Dans les FIG. **24**, **25**, **27**, **28**, le fuseau rétrocède suivant le mode biconique, c'est-à-dire en s'étranglant en son milieu. Il présente une forme cylindrique sur les FIG. **26** et **29**, mais son aspect est bien différent dans les deux figures :

(1) PRENANT : Loc. cit.

en 29 ses filaments constitutifs sont conservés et demeurent tendus entre les deux cellules déjà écartées; en 26 le fuseau est pour ainsi dire gélifié et ses filaments sont devenus indistincts. Je ne puis mieux faire que de renvoyer à mon travail précédent sur la scolopendre, et au mémoire de WIDERSPERG(1) qui, chez les mammifères, avait déjà décrit avant moi ces aspects.

Je signale la FIG. 30 comme une forme très curieuse de régression fusoriale. Le fuseau y est devenu un petit fuseau très grêle dont les pointes, en traversant une sorte de lentille très claire juxtanucléaire, arrivent jusque dans l'espace clair périnucléaire.

Enfin, la FIG. 31 présente quelque importance et mérite de fixer un instant notre attention. Elle est comparable à la FIG. 6 du travail de PLATNER (2). Cette figure, qui montre une pointe fusoriale telle que celles que j'avais déjà observées chez la scolopendre, serait interprétée par PLATNER de la façon suivante : cet auteur y verrait le début du Nebenkern, apportant à l'appui de son opinion la série des FIG. 6, 7, 8 de son travail. Je reconnais que ces figures sont fort démonstratives, mais je déclare ne les avoir jamais obtenues. Je ne puis donc admettre avec PLATNER l'origine directe du Nebenkern aux dépens des restes du fuseau, et me sens tout disposé, pour l'hélix et l'arion comme pour la scolopendre, à croire que, si le Nebenkern a le fuseau pour origine, ce n'est qu'indirectement qu'il en provient, après une période dans laquelle il se trouve incorporé à la masse du cytoplasme sans forme de cytomicrosomes spéciaux.

Je me trouve de la sorte en accord avec les idées de DE LA VALETTE St-GEORGE sur ce point spécial. A un point de vue général, mon opinion est conforme à la thèse suivante exprimée par CARNOY dans sa » Cytodiérèse des Arthropodes « : *La majeure partie du fuseau devient portion intégrante du cytoplasme* (p. 352). Le fuseau, dit CARNOY, ne disparaît pas dans le corps de la cellule, il ne s'y fond pas, il s'y maintient et s'y transforme en cytoplasme. Il se change, dit plus loin le même auteur, en protoplasme ordinaire, que l'on ne distinguera plus désormais du cytoplasme voisin. Je souscris volontiers à la première partie de cet énoncé; quant à la seconde, je pense que le fuseau demeure dans le cytoplasme sous une forme distincte, et que cette forme ce sont les cytomicrosomes de DE LA VALETTE, et plus tard le Nebenkern, qui la représentent.

(1) WIDERSPERG : Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper; Archiv f. mik. Anat., Bd. XXV, H. 1, 1885.

(2) PLATNER : Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten.

II.

Spermatides et Spermatosomes.

(PLANCHE II.)

1° Spermatide avant toute différentiation.

Les spermatides qui paraissent les plus jeunes sont constituées comme il suit, sur des pièces traitées par l'acide osmique, et dissociées dans ce réactif, FIG. **1**. Le noyau est une sphère très pâle, avec deux, trois ou quatre petits nucléoles brillants. Ce noyau est souvent à demi caché par un amas de protoplasma grenu, qui n'occupe pas, il s'en faut de beaucoup, tout le territoire cellulaire. Dans un coin de la cellule, en une situation variable, soit au voisinage du noyau et alors au sein du protoplasma grenu, soit dans la partie du corps protoplasmique qui est claire et pauvre en cyto-microsomes, se trouve le Nebenkern. C'est, chez l'hélix et l'arion, un corps de forme anguleuse, paraissant constitué de bâtonnets soudés ensemble en une figure polygonale. Les figures de PLATNER, 13-17, se rapportant à l'arion, et 21-26 ayant trait à l'hélix, en donnent une parfaite idée(1). Je fais des réserves au sujet de la FIG. 13.

J'ai dit que dans une spermatide considérée isolément, la situation du Nebenkern était quelconque, bien que ce corps se trouvât de préférence dans le protoplasma grenu et au voisinage du noyau. Mais il n'en est pas de même de la situation respective qu'affectent les Nebenkern des cellules jumelles. C'est une remarque que n'a pas faite PLATNER, et un fait que j'ai pu constater déjà chez la scolopendre, que les Nebenkern ont par rapport au plan de séparation des deux cellules, une situation symétrique, aux deux extrémités d'une ligne perpendiculaire, ou plus souvent oblique sur ce plan, FIG. **2** et **3**.

---

(1) PLATNER : Ueber die Spermatogenese, etc

Tel est ce que l'on pourrait appeler l'état statique d'une spermatide. Dans cet élément vont s'opérer des transformations, grâce auxquelles cette cellule évoluera vers une forme définitive : le spermatosome.

M. Duval (1) avait déjà reconnu la plupart de ces détails relatifs à l'existence dans la spermatide (son spermatoblaste) d'un noyau accessoire (son corpuscule céphalique). Son corpuscule x, ou corpuscule céphalique, il l'avait vu appliqué contre le noyau, mais avait pensé que ce n'était là qu'un voisinage apparent par simple superposition de plans; en réalité, dit-il, dans un spermatoblaste en forme de raquette, le corpuscule x est toujours à la base de la pointe de la raquette, bien loin du noyau qui est à une autre extrémité de la cellule. Nous verrons plus loin ce que deviennent suivant M. Duval, le noyau et le corpuscule x dans les cellules séminales ou spermatoblastes en voie de différentiation.

2° Spermatide en voie de différentiation.

A. *Modifications du protoplasme. — Formation de la queue du spermatosome.*

Un des premiers phénomènes qui indiquent que la différentiation en question est commencée, c'est la formation d'une pointe protoplasmique peu brillante, grisâtre, qui s'effile de plus en plus; c'est ce que Platner nomme le filament séminal primaire (primäre Samenfaden), en le considérant comme le début de la queue; ce primäre Samenfaden représente seulement la partie extracellulaire du filament spermatique définitif, fig. 4. Car bientôt le filament séminal primaire se complétera par l'adjonction d'une partie intracellulaire, reliant au noyau le point d'origine de la partie extracellulaire.

Tel est le mode de formation de la queue d'après Platner. Cet auteur pense donc que le prolongement protoplasmique, que l'on voit tout d'abord terminer la cellule, est utilisé pour la constitution de la queue, dont le complément intracellulaire se forme seulement ensuite. Mais il ne s'explique pas nettement sur le mode de formation de la portion intracellulaire.

Voici ce que j'ai observé. J'ai vu souvent la spermatide se continuer par un prolongement que l'on peut nommer aver Platner filament séminal

(1) M. Duval : Loc. cit.

primaire, FIG. 4, si l'on acquiert la certitude que cette partie extracellulaire de la queue du futur spermatozoïde est la première toujours à se développer. Mais c'est là un fait dont je ne suis pas le moins du monde certain; car j'ai vu par contre souvent la partie intracellulaire constituée dans des spermatides dépourvues de filament séminal primaire. M. DUVAL a vu également que le filament intracellulaire se formait sans qu'il y eût de partie caudale extracellulaire (loc. cit. FIG. 19).

JENSEN(1), chez la *Triopa clavigera*, a représenté, FIG. 33, un filament séminal primaire, court et très fin, issu du prolongement du protoplasma cellulaire. Ensuite un prolongement protoplasmique du filament se porte à travers le corps cellulaire en ligne droite vers le noyau, FIG. 34. La description de JENSEN concorde donc avec celle de PLATNER, et aussi avec ce que j'ai le plus souvent observé.

Quant au mode de formation du filament intracellulaire, il est le suivant, FIG. 4, 9, 9*a* : il se constitue par des grains placés bout à bout, d'où résulte primitivement pour le filament un aspect moniliforme qu'il perdra bientôt, lorsque les grains se souderont ensemble et que le chapelet ainsi formé se régularisera en une tige lisse et unie. Il est à remarquer que l'état moniliforme primitif persiste pendant fort longtemps au voisinage du noyau devenu la tête du spermatozoïde, FIG. 23. Cela donne à penser que le développement de la partie intracellulaire de la queue se fait à partir du noyau, progressant de là vers la base de la portion extracellulaire.

PLATNER parle, au sujet de cette portion intracellulaire, d'inflexions qu'elle présente. Cet auteur dit d'ailleurs que, pour les reconnaître, il faut s'adresser à des cellules où ces inflexions ne sont que très peu accentuées encore. Il renvoie à ses figures où je cherche en vain des inflexions, et où je ne trouve qu'une légère et unique courbe décrite par le filament. J'attache cependant à ces inflexions une grande importance. Que si en effet la partie intercellulaire, qui, comme nous le verrons, sera de beaucoup la plus longue plus tard, se développe sans presque décrire de sinuosités, pour ainsi dire en ligne droite, du noyau à la base du filament séminal primaire ou filament extracellulaire, il est évident que pour atteindre une longueur presque dix fois plus considérable, il faudra, ou bien qu'elle s'allonge en s'atténuant, gagnant en longueur ce qu'elle perd en diamètre, ou bien qu'elle reçoive soit par ses faces latérales, soit par l'une ou l'autre de ses extrémités, de la matière

(1) JENSEN : Archives de Biologie, t III.

destinée à suffire à son développement. En admettant des inflexions, qu'il ne figure pas, PLATNER cherche à expliquer par un redressement de ces courbures l'allongement ultérieur du filament.

Du temps que se formait la partie intraprotoplasmique de la queue, le corps protoplasmique de la spermatide s'allongeait. Cet allongement, JENSEN l'explique en disant que le protoplasma cellulaire descend le long du filament caudal. C'est là une expression qui me paraît fautive, en ce qu'elle pourrait faire penser à une migration du protoplasme, amenant une déformation de la spermatide par cause active.

A ce moment, la portion intracellulaire de la queue étant parfaitement constituée, on pouvait déjà voir, à l'extrémité du protoplasma, un point où les portions intra- et extracellulaires du filament caudal se continuent l'une par l'autre, marqué par un nodule peu brillant, grisâtre, qui ne manque jamais lorsque la portion extracellulaire de la queue est fine, franchement filamenteuse, et prend l'aspect d'un fouet délicat, FIG. **11**, **13** et **14**. Quand, au contraire, cette même portion, plus ou moins épaisse, s'insère en s'étalant de plus en plus par une base assez large sur le corps protoplasmique de la cellule, alors le bouton fait défaut. Mais on remarque que la base élargie du filament extracellulaire présente le même aspect, la même réfringence que le bouton terminal dont il a été question tout-à-l'heure, FIG. **9***a*. Je pense donc que dans ces deux cas, nous avons affaire à la même formation, constituée sous deux aspects différents avec la même substance, et que le filament lui-même est fait de la même matière qui forme le bouton d'origine ou sa large base d'implantation.

Il sera question plus loin de l'insertion de la queue sur le noyau.

En même temps que le corps protoplasmique de la spermatide s'allonge, il modifie considérablement son aspect. Sa masse restant la même, cet allongement ne peut se faire qu'à la condition que certaines portions tout au moins diminuent d'épaisseur. En ces régions, le corps protoplasmique, devenu beaucoup plus étroit, est frappé d'une modification qui le rend homogène et réfringent. Ailleurs, au contraire, dans les parties demeurées larges, il est resté granuleux, et forme ainsi çà et là de petites masses grenues, déjà vues par DUBRUEIL (1). Les points rétrécis et modifiés se trouvent un peu partout. Cependant le rétrécissement et la modification qui en est la conséquence

(1) E. DUBRUEIL : Étude anatomique et histologique sur l'appareil générateur du genre Helix, 1871

cheminent d'habitude du noyau vers l'extrémité caudale, FIG. **11**, **14**, **16**, **17** Il reste presque toujours pendant longtemps une masse de protoplasme granuleux non transformé à l'extrémité postérieure de la partie de la queue d'origine intraprotoplasmique, FIG. **27**. C'est ce que M. DUVAL avait observé lorsqu'il dit : » .... les petites masses du protoplasma attachées au filament spermatique se trouvent réparties de plus en plus vers l'extrémité caudale de ce filament, sans doute parceque l'accroissement de celui-ci se fait principalement dans sa partie antérieure. «

Il peut aussi se faire qu'une certaine masse de protoplasme non modifié, granuleux par conséquent, demeure autour du noyau de la spermatide, devenu déjà par sa forme une tête de spermatozoïde, FIG. **22** et **15**. Ce n'est cependant pas la règle. Car, d'habitude, le protoplasme qui entoure la tête du spermatozoïde se réduit à une mince enveloppe très claire, privée de granulations, que la tête finit par percer, mais qui pendant longtemps la revêt d'une sorte de » Kopfkappe «, FIG. **11** et **13**.

C'est de cette portion antérieure du protoplasme qui, chez la *Triopa*, forme une mince couche qui sépare la future tête du spermatozoïde de la masse cytophorale, que JENSEN fait dériver dans ce type la pointe protoplasmique qui orne l'extrémité antérieure de la tête.

Partout où le protoplasme s'est rétréci, en se condensant sans doute, il a pris un aspect homogène et brillant, si bien que l'on ne réussit plus à distinguer nettement les formations qu'il entoure, et sur lesquelles il s'applique étroitement. C'est ainsi que la portion intraprotoplasmique du filament caudal, dans la majorité des cas, et aussi quelquefois la tête, quand celle-ci ne s'est pas dégagée à temps du protoplasma où elle était enfoncée, sont entourées d'une gaîne épaisse. Cette enveloppe va se partager autour de la queue en deux spirales, et quelquefois autour de la tête en une seule peu nette; ces cordons spiralés, s'écartant quelque peu des parties qu'ils recouvrent, les laisseront de nouveau apercevoir; on verra alors la queue du spermatozoïde constituée d'un filament axile (Axenfaden de VON BRUNN, de PLATNER et de JENSEN) et de deux rubans spiralés qui l'entourent, (Spiralfaden, Spiralstrang de JENSEN et d'autres). Cette scission de la gaîne péricaudale en deux cordons marche de la tête vers l'extrémité de la queue, c'est-à-dire dans le même sens qu'a suivi la différentiation du corps protoplasmique de la spermatide, quelque temps auparavant, FIG. **16**, **17**.

Il me semble que ces faits histogénétiques conduisent à interpréter autrement que ne l'a fait PLATNER la queue du spermatozoïde de l'*Helix* et

de l'*Arion*. Platner admet que le prolongement poussé par la spermatide, et devenu extracellulaire, nommé par lui filament primaire, se raccorde ultérieurement avec une portion intracellulaire dont le mode de formation est tout autre, puisqu'il consiste en une différentiation effectuée au sein même du protoplasma; ces deux portions une fois raccordées forment selon Platner un tout indivisible, la queue du spermatozoïde, ou plus exactement le filament axial de cette queue. Il n'est pas cependant, ce semble, très satisfaisant pour l'esprit, de faire une seule chose de deux parties dont le mode de formation est différent, bien que l'origine paraisse la même et soit pour toutes deux une origine protoplasmique. Je dis » paraisse «, car nous verrons qu'il y a lieu d'émettre des doutes sur la nature purement protoplasmique de la partie intracellulaire du filament caudal.

Quelle est maintenant, devons-nous nous demander, la signification de cette partie de la queue d'origine intracellulaire? Quel nom lui donnerons nous? Représentera-t-elle une » pièce intermédiaire «, un » Mittelstück «; ou bien sera-t-elle comparable à la partie principale de la queue, à un » Hauptstück «? Étant donné que le » filament séminal primaire « est la partie terminale de la queue, chez l'helix et l'arion, il doit nécessairement correspondre à » l'Endstück « de Jensen, à moins qu'on n'admette que cette partie fait défaut dans les spermatozoïdes des pulmonés. S'il en est ainsi, ce long filament à enveloppe spiroïde, qui est interposé entre la tête et l'Endstück, représente soit uniquement le Mittelstück, soit exclusivement le Hauptstück, soit enfin les deux à la fois.

Quelles sont d'abord les raisons que l'on pourrait invoquer en faveur de cette idée que nous avons devant nous un Mittelstück? Ce filament s'attache au noyau, à la future tête, par l'intermédiaire de deux boutons placés l'un derrière l'autre, comme nous le verrons dans un instant. C'est là un caractère que partage, suivant les recherches récentes de Jensen, le Mittelstück ou » Verbindungstück « des mammifères (1). Les boutons sont certainement des formations correspondantes chez les mollusques et les mammifères; dès lors, les parties qui s'attachent à eux sont vraisemblablement homologues. De plus le filament de l'helix et de l'arion, pourvu d'une puissante enveloppe spiralée, ressemble plutôt à un Mittelstück qu'à un Hauptstück; car c'est autour du Mittelstück que l'on a décrit les filaments spiraux les plus développés, et même pour les spermatozoïdes de beaucoup

(1) Jensen : Untersuchungen über die Samenkörper der Saügethiere, Vögel und Amphibien; I. Saügethiere; Archiv f. mik. Anat , Bd. XXX, H. 3, 1887.

d'espèces, ce n'est jusqu'ici que sur lui que cette structure a été signalée. En troisième lieu, il semble que le mode d'origine de ce filament de signification énigmatique soit une raison de plus à faire valoir pour en faire un Mittelstück. Si l'on admettait en effet qu'il représente un Hauptstück, il faudrait reconnaître que les deux parties constitutives de la queue proprement dite, Hauptstück et Endstück, ont une origine absolument différente. L'Endstück n'est en effet qu'une simple émanation du protoplasme, aussitôt différentiée; elle se forme par un seul processus. Le Hauptstück au contraire est constitué en deux temps, et par deux processus : 1° par une différentiation de la substance protoplasmique en un filament; 2° par une modification secondaire du protoplasme autour de ce filament. Il en résulte que l'une des portions de la queue, la portion principale, sera constituée, à l'état parfait, d'un filament axial et d'une enveloppe; l'autre, la portion terminale, ne sera qu'un simple filament nu. Dès l'instant que l'on veut bien voir un Mittelstück dans la formation qui nous occupe, cette diversité dans le mode d'origine, qui existe entre elle et le filament séminal primaire, s'explique beaucoup mieux. Enfin, si l'on admet que le Mittelstück représente un élément constant, une partie essentielle dans le spermatozoïde, le spermatosome de l'helix sera complet avec ses trois portions : la tête, la pièce intermédiaire et la queue.

Pour ces raisons je serais disposé à croire que le long filament caudal des gastéropodes pulmonés représente un Mittelstück, sans toutefois oser nier qu'il corresponde à un Hauptstück, ou bien qu'il représente les deux à la fois.

Cette discussion sur la signification du filament caudal de l'helix suggère immédiatement les réflexions suivantes :

Il faudrait rechercher si, dans tous les cas où l'on admet qne le Mittelstück fait défaut, cette formation n'est pas représentée réellement par la partie ébauchée au sein du protoplasma. Il faudrait en outre, dans les spermatozoïdes où le Mittelstück est admis, voir s'il est toujours de même origine et de même valeur, et s'il ne serait pas peut-être, dans les divers spermatozoïdes, quelque chose de différent. En tout cas, on aimerait à voir, ce qui n'a pas été fait suffisamment jusqu'ici, ajouter à la notion de situation celle de l'origine, pour caractériser et nommer le Mittelstück, et ne pas se contenter du sens que comporte purement et simplement cette appellation, sens qui, au point de vue morphologique, paraît insuffisant.

B. Destinée du Nebenkern.

Que devient le Nebenkern au milieu de ces transformations? J'ai dit plus haut quelle est sa forme dans une spermatide non encore différentiée; j'ai indiqué aussi que sa situation était des plus variables : tantôt il est près du noyau, tantôt fort loin de lui. Quand le protoplasma subira l'allongement qui mène à la forme définitive du spermatozoïde, le Nebenkern restera, ou peu s'en faut, dans sa situation primitive, et éprouvera les modifications que je rapporterai plus loin.

Qu'il me soit auparavant permis de rappeler les opinions que les auteurs ont émises au sujet de la destination du Nebenkern en général, et particulièrement du Nebenkern chez les mollusques.

Keferstein (1), Metschnikoff (2), de la Valette St-George (3), M. Duval(4) chez les mollusques, et d'autres auteurs pour d'autres animaux, ont soutenu que le Nebenkern se transforme pour devenir la tête du spermatozoïde; de là le nom de »corpuscule céphalique», que M. Duval a imposé au Nebenkern. Voici à peu près la description de cet auteur. Le corpuscule céphalique, d'abord large, granuleux et à contours peu accentués, semble se condenser; il acquiert aussi un aspect homogène, très réfringent; il est alors de forme ovale et se colore par le carmin. Il prend ensuite la forme d'un bâtonnet allongé, qui peut dès à présent se nommer tête de spermatozoïde, car il est bien reconnaissable comme telle. Pendant ce temps, le noyau diminue de volume, perd ses contours bien accentués, pâlit et devient souvent difficile à reconnaître; cependant, comme il se colore toujours par le carmin, il est facile d'en retrouver les traces, même sur des spermatoblastes presque arrivés aux phases ultimes de leur transformation en spermatozoïdes.

Contre cette opinion de M. Duval et des autres auteurs cités avec lui, je ferai valoir la comparaison des fig. **1** et **14**. La première représente une spermatide non encore différentiée; on y voit : 1° le noyau; 2° le Nebenkern (corpuscule céphalique). La seconde, une spermatide fort avancée déjà dans sa différentiation; on y distingue : 1° la tête du spermatozoïde; 2° le Nebenkern, qui est resté identique à ce qu'il était dans la première figure.

(1) Keferstein : Loc. cit.

(2) Metschnikoff : Bericht der russ. Naturf. — Vers. zu St Petersburg. Abth. für Anat u. Phys., 1868.

(3) de la Valette St-George : Ueber die Genese der Samenkörper; Arch. für mik. Anat., Bd. X, 1874.

(4) Duval : Loc. cit.

Chez les arthropodes, Bütschli (1) et de la Valette St-George (2) ont fait dériver le Mittelstück du Nebenkern; v. Brunn(3) chez la paludine vivipare a représenté les mêmes figures que les auteurs précédents, sans toutefois leur attacher la même signification, ainsi qu'on va le voir. Bütschli et de la Valette St-George ont soutenu que le Nebenkern s'arrondit, puis devient ovale ou fusiforme, se divise ensuite; les deux corpuscules allongés, qui résultent de cette division, sont situés l'un à côté de l'autre. Ces deux corpuscules s'étendent bientôt d'une part jusqu'au noyau, de l'autre jusqu'à la base du filament caudal, dont ils constitueront la pièce d'origine, c'est-à-dire le Mittelstück.

Les figures de v. Brunn sont très analogues à celles de Bütschli et de de la Valette St-George; on y voit deux corps allongés qui se soudent en une tige, le Mittelstück. Ces corps dérivent de la transformation de grains très brillants que l'on trouve disposés aux angles d'un carré qui serait appliqué au pôle profond du noyau, et du milieu duquel sort le filament caudal; ces grains v. Brunn les fait à leur tour provenir du noyau.

J'ai vu, fig. **10**, la disposition du Nebenkern qui a servi à de la Valette St-George de point de départ pour la théorie que l'on vient de voir; le Nebenkern est situé, dans un grand nombre de spermatides, tout contre le noyau, et au pôle profond de celui-ci; dans certaines d'entre elles, il était bilobé, fig. **10**, ses deux lobes étant placés à droite et à gauche du filament intracellulaire de la queue. C'est là le premier stade de la transformation du Nebenkern en Mittelstück, que représente de la Valette St George. Ce stade, je ne l'ai jamais vu dépassé. Et pour moi, cette disposition n'a pas d'autre signification que celle-ci : elle se rapporte à l'une des nombreuses situations, absolument quelconques, que le Nebenkern peut occuper dans l'intérieur de la cellule, fig. **5**, **6**, **7**, **9**, **9***a*, **10**, etc.

Continuant sur la destinée du Nebenkern cet aperçu bibliographique rapide, je rappellerai que Jensen parle de spermatocytes (qui sont ici les spermatides de de la Valette) à plusieurs noyaux, dont l'un devient la tête, tandis que les autres, qui représentent sans doute le Nebenkern ou des Nebenkern, finissent par disparaître par dissolution.

Platner enfin a soutenu successivement, à l'égard du rôle que doit

(1) Bütschli : Vorl. Mitth. über Bau und Entwickelung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXI, 1871; et Nähere Mitth , ibid.

(2) de la Valette St-George : Loc. cit.

(3) von Brunn : Loc. cit.

jouer le Nebenkern, deux opinions absolument opposées. Il a commencé par dire, ayant vu le Nebenkern disparaître purement et simplement, que ce corps n'avait aucune utilité (1). Ensuite dans un autre travail (2), il lui accorde au contraire une très grande importance, et conclut: le Nebenkern est lié à la formation de l'enveloppe spirale du filament axile; à cet effet, il se dissout peu à peu dans le protoplasme, d'où cette enveloppe tire son origine. L'une et l'autre de ces deux opinions est, croyons nous, trop exclusive.

La première ne saurait être maintenue plus longtemps, ainsi que Platner l'a d'ailleurs compris. Quant à dire avec lui que l'enveloppe spirale tire son origine entièrement du Nebenkern, c'est là certes une exagération, à moins que l'on interprète la thèse soutenue par Platner de la façon suivante : le Nebenkern se dissout dans le protoplasme, duquel protoplasme l'enveloppe tire son origine; interprétation qui ne paraît guère conforme à cette autre conclusion générale de Platner : le Nebenkern fournit l'appareil moteur de tout spermatozoïde.

Dans certains cas, le Nebenkern parait se dissocier en ses bâtonnets constitutifs, fig. **13**. Ou bien il se maintient dans la masse de protoplasma qui l'entoure pendant assez longtemps, pour disparaître tout à coup, fig. **16**, **17**. D'autres fois il se comporte d'une façon assez remarquable, si bien qu'à voir les aspects que je vais rapporter on pourrait penser, ainsi que Platner l'a exprimé dans son second travail, qu'il a dans la constitution de l'enveloppe spiralée une destination toute spéciale. Ce corps cependant ne fait en cela que suivre dans son évolution le protoplasme cellulaire dont il se présente toujours comme une simple modification, quelle que soit son origine première d'ailleurs. Bien plus, il est, de toutes les parties du protoplasme, la dernière à coopérer à la formation de l'enveloppe; car il se maintient distinct, dans la masse de protoplasma granuleux où il se trouve logé, aussi longtemps que celle-ci n'a pas servi à compléter l'enveloppe déjà constituée sur tout le reste de la longueur du filament axile. Il est donc utilisé à une époque où il ne lui reste plus qu'à achever ou à renforcer l'enveloppe.

Dans les fig. **19** et **20**, qui représentent des spermatozoïdes déjà beaucoup plus avancés dans leur développement, le Nebenkern a pris sa place dans la spirale d'enveloppe, où il est cependant toujours reconnaissable par

(1) Platner : Ueber die Spermatogenese, etc

(2) Idem : Ueber die Entstehung des Nebenkerns, etc.

son aspect réfringent tout particulier, et par la coloration noire que l'acide osmique lui communique. Jensen (1), dans son dernier travail, a donné chez les mammifères des figures qui rappellent absolument celles que je présente en **19** et **20**. Il montre des portions du filament spiral, qui se distinguent du reste de la spire par leurs tours beaucoup plus lâches. Jensen n'ayant, dans son travail, presque pas tenu compte du développement des spermatozoïdes, et ne prenant pas garde au Nebenkern, explique simplement ces aspects par un déroulement localisé de la spirale d'enveloppe. Toutes ses figures, surtout les fig. 5 et 6, sont très favorables à une pareille interprétation; la fig. 3 pourrait au contraire s'expliquer comme je l'ai fait, à condition que l'on ait des notions exactes sur l'ontogénie du spermatozoïde et sur la façon dont se comporte le Nebenkern dans les cellules séminales des mammifères.

Le Nebenkern ne formant qu'une minime partie de l'enveloppe, soit indirectement et par sa substance défigurée et dissoute dans le protoplasme cellulaire, soit directement en raccordant les extrémités de son peloton déroulé avec les bouts de la spirale d'enveloppe encore discontinue, je me crois autorisé à lui refuser un rôle spécial dans la constitution de cette enveloppe.

C. *Différentiation du noyau.*

Nous devons à présent nous occuper des transformations que le noyau a subies pendant ce temps.

Le noyau commence par perdre ses nucléoles, qui disparaissent un à un; il en persiste cependant un pendant assez longtemps, fig. **6**; peut-être même ce nucléole se conserve-t-il dans une formation que nous verrons tout à l'heure. On ne voit bientôt plus qu'un noyau très pâle parfaitement homogène, mais qui prend par le vert de méthyle une coloration intense, ce qui montre que toute la chromatine s'est conservée en lui. C'est à partir de ce moment, que M. Duval, sans doute à cause de la grande pâleur du noyau, le fait disparaître, ses traces demeurant encore longtemps faciles à déceler par l'emploi du carmin. Le noyau, qui avait une forme sphérique, s'allonge ensuite transversalement, fig. **5**, **6** et autres, devient un ellipsoïde placé de telle sorte que son grand axe soit perpendiculaire à celui de la spermatide. La queue s'est à cette époque complétement différentiée déjà au sein du protoplasme; on voit qu'elle se prolonge jusque dans le

(1) Jensen : Loc. cit

noyau par une tige qui tantôt arrive à traverser, ou paraît tout au moins traverser le noyau tout entier, FIG. **8**; tantôt, et le plus souvent, s'arrête en chemin et semble s'implanter au centre du noyau, FIG. **9***a*. Le pôle antérieur du noyau est constitué par une plage épaissie, qui se distingue surtout bien sur les vues de profil, FIG. **23**. Le pôle postérieur est également marqué par un épaississement, FIG. **5**, **6**, **9***a*, **11**, **21**, **23**. Ce dernier n'occupe qu'une étendue assez restreinte du bord postérieur, ou bien règne sur toute la longueur de ce bord. De plus, il se présente soit sous la forme d'une bande continue, soit sous celle d'une série de grains. Cette dernière disposition, je l'ai signalée déjà chez la scolopendre. Parmi ces grains, celui qui se trouve situé au point où le filament axile de la queue pénètre ou paraît pénétrer dans le noyau, est à peu près constamment allongé transversalement sur une spermatide vue de profil. C'est dire qu'il correspond à une petite plaque circulaire. La portion intranucléaire du filament axile caudal est constituée tantôt par une tige continue, tantôt de deux ou trois grains superposés, dont la petite plaquette de tout à l'heure fait peut-être partie, FIG. **11**, **12**, **13**. Ces détails n'ont pas été signalés par PLATNER.

Le dernier travail de JENSEN(1) contient l'exposé de dispositions très voisines de celles que je viens de relater. JENSEN avait décrit déjà, dans un travail antérieur(2), un petit bouton, »Knöpfchen«, par lequel le filament axile se termine en avant, et par lequel la queue se trouve en connexion avec la tête, mais pas d'une facon immédiate; car entre la tête et le petit bouton se trouve un espace vide très minime.

Dans le second travail auquel je fais allusion, JENSEN a vu que ce bouton, chez le rat, est constitué de deux parties placées l'une derrière l'autre, et dont l'antérieure est plus grande. Par l'emploi de l'acide acétique au 1/100, JENSEN a constaté que chacune de ces parties constitutives du bouton se sépare en deux moitiés, subissant ainsi le sort de tout le filament axile dont elles ne sont que la partie antérieure, et qui se scinde en deux filaments, ou plutôt deux demi-tubes sur toute sa longueur. Cette disposition a par elle-même peu d'importance, et cependant elle acquiert une grande valeur par le fait qu'elle se rencontre dans deux groupes aussi éloignés l'un de l'autre que le sont les mollusques et les mammifères; elle

(1) JENSEN : Arch. f mik. Anat., Bd. XXX.

(2) JENSEN : Ueber die Struktur der Samenkörper bei Saügethieren, Vogeln und Amphibien; Anat. Anzeiger, I. Jahrg., 1886.

apparaît alors comme une disposition essentielle dans la constitution du spermatozoïde. J'ajouterai immédiatement que cependant, d'après JENSEN, cette formation ferait défaut chez les oiseaux.

Si PLATNER n'a pas vu cette disposition dans les mollusques, il en a par contre indiqué d'autres que je n'ai retrouvées ni sur des préparations fraîches, ni sur des pièces traitées par l'acide osmique. Il dit qu'il existe dans le noyau, à une certaine époque, une apparence de nucléole, que ce faux nucléole n'est autre chose que l'extrémité élargie d'une sorte de cul de sac intranucléaire dans lequel pénètre la tige d'origine de la queue, l'Axenfaden de PLATNER. Le noyau serait ainsi excavé en une cupule profonde pour loger le filament axile; celui-ci persisterait plus tard pour former à lui seul la tête du spermatozoïde. J'ai vu sur des cellules examinées à l'état frais, FIG. 7, l'aspect indiqué par PLATNER; mais le faux nucléole n'existait même pas, et il est évident qu'il s'agissait d'une dépression cupuliforme du noyau. Il est peu admissible que le filament axile pénètre dans le noyau en le perforant, et l'explication proposée par PLATNER est beaucoup plus acceptable. Mais si j'admets que le noyau soit déprimé de telle sorte qu'il formera une loge pour l'extrémité antérieure du filament axile, je ne crois pas qu'il soit nécessaire de tirer avec PLATNER cette conséquence que le filament axile, dans sa partie intranucléaire, représente à lui seul la véritable tête du futur spermatozoïde. Voici comment je m'explique ces dispositions. Pour peu que le filament axile s'allonge rapidement par accroissement intercalaire dans sa portion intraprotoplasmique, il viendra par son extrémité antérieure butter contre le noyau, l'aplatira et le déprimera, finissant par s'y creuser une loge étroite et profonde. Il restera ainsi coiffé par le noyau, tout le temps que celui-ci sera environné d'une couche épaisse de protoplasme.

Plus tard le protoplasme qui recouvre l'extrémité antérieure de la tête s'amincit beaucoup, et dès lors la tête, qui n'est plus maintenue, peut regagner en longueur ce qu'elle avait en largeur. Elle s'allonge verticalement en effet, et de plus en plus au fur et à mesure qu'elle se dégage davantage du protoplasme. Le noyau se dévagine, poussant devant lui la mince lamelle de protoplasme qui le sépare de l'extérieur, et qui lui constitue une Kopfkappe. Dès lors la portion intranucléaire du filament axile s'est raccourcie; elle n'est plus représentée que par un grain sans doute logé dans une cupule qui s'est conservée à la base du noyau. Plus tard ce grain intranucléaire finit par disparaître lui-même complétement, et le filament axile s'insère

dès lors, non plus à l'intérieur d'un noyau un peu excavé, mais en dehors de lui, sur sa périphérie.

Je dois dire quelques mots d'une autre formation, toujours énigmatique malgré les recherches nombreuses dont elle a déjà été l'objet; je veux parler du » Spitzenknopf «. J'ai des faits pour établir son origine aux dépens de la membrane nucléaire; j'en ai d'autres, moins certains peut-être en faveur d'une genèse protoplasmique de cet élément. Sur le pôle antérieur du noyau déjà ovoïde, on voit paraître une sorte de grain ou de perle qui figure un épaississement localisé de la partie antérieure de la » membrane nucléaire «? déjà épaissie à cet endroit, FIG. **21**. Plus tard cette perle, devenue indépendante, surmonte le pôle antérieur du noyau, et se présente avec les aspects d'un Spitzenknopf, dont l'origine serait ainsi nucléaire, FIG. **23**. D'autre part, j'ai vu, dans la bande de protoplasma qui sépare le noyau de l'extérieur, un corps arrondi qui pourrait bien être le début du Spitzenknopf. Je ne puis donc me prononcer avec certitude sur la question de l'origine de ce corps; je penche seulement plutôt pour le premier mode de formation.

La tête prend ensuite la forme allongée des FIG. **13**, **22**, **14**, puis se contourne en vrille, en s'effilant beaucoup. La spirale se forme pendant ce temps autour du filament caudal. Il s'en développe, quand il reste du protoplasme autour du noyau, une aussi qui enveloppe la tête. C'est surtout ce qui arrive, lorsque le protoplasme péricéphalique est très granuleux, FIG. **15**, et renferme le Nebenkern, FIG. **22**, situé dans la spermatide dès avant toute différentiation contre le noyau, et dans le voisinage du pôle antérieur de celui-ci.

Cette enveloppe spirale céphalique PLATNER la regarde comme constituée par le reste du noyau, tandis que la partie intranucléaire du filament axile, partie céphalique de l'Axenfaden, formerait la véritable tête. Il est d'abord singulier que l'enveloppe ait dans les deux parties céphalique et caudale, une origine aussi différente. En outre, le rôle joué ici par le noyau paraît absolument aberrant de ce que l'on sait ailleurs de sa destinée.

CONCLUSIONS.

Les principales conclusions qui me paraissent se dégager des recherches que je viens de rapporter sont les suivantes :

A. Spermatogonies.

A. *Au repos :* Le protoplasme contient des cytomicrosomes (DE LA VALETTE St-GEORGE), d'aspect particulier, qui sont les rudiments du Nebenkern, ou bien il renferme le Nebenkern parfait. Il peut aussi loger des formations spéciales décrites par PLATNER chez les lépidoptères et aussi chez les gastéropodes, et considérées par cet auteur, peut-être sans motifs suffisants, comme distinctes du Nebenkern.

B. *En division :* La phase initiale de la caryocinèse se fait suivant un mode de pelotonnement et de scission transversale fort remarquable, décrit déjà par PLATNER, mais d'une manière assez différente de la mienne. Peut-être existe-t-il pour les spermatogonies un autre processus de pelotonnement et de segmentation en travers, qui serait, celui-là, plus conforme au type habitnel.

Dans le cours de ces cinèses, je n'ai jamais vu que le Nebenkern se développât *directement*, ni aux dépens du peloton chromatique(1), ni avec la substance d'un reste fusorial(2). Je suis disposé à admettre son origine fusoriale *indirecte*, défendue par DE LA VALETTE St-GEORGE, et à croire que les vestiges du fuseau se transforment en cytomicrosomes spéciaux, desquels naîtra le Nebenkern. Une telle opinion se trouve conforme à la règle posée par CARNOY, lorsqu'il dit : » La majeure partie du fuseau devient portion intégrante du cytoplasme. »

B. Spermatides.

Le Nebenkern, dans les spermatides, prend part à la constitution des filaments spiraux de l'enveloppe du filament axile; mais cette destinée n'est pas spécialement réservée au Nebenkern, qui ne fait en cela que partager le sort du protoplasme de la spermatide, auquel il est incorporé.

---

(1) PLATNER : Ueber die Entstehung etc.

(2) « Zur Bildung etc.

Le long filament caudal décrit par Platner comme Hauptstück, me paraît plutôt représenter le Mittelstück.

Le filament axile est formé, dans sa partie antérieure, de deux boutons superposés ou même davantage, structure déjà signalée par Jensen chez les mammifères.

La différentiation du noyau de la spermatide, présente quelques particularités intéressantes que je ne puis songer à rapporter ici, et pour lesquelles je renvoie au texte.

LISTE DES OUVRAGES CITÉS

Platner : Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten; Arch. für mikr. Anat., Bd. XXV, 1885.

» Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung; Arch. für mikr. Anat, Bd. XXVI, 1886.

» Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten; Arch. für mikr. Anat., Bd. XXVI, 1886.

» Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum; Arch. für mikr. Anat. Bd. XXVII, H. 1.

» Die Karyokinese bei den Lepidopteren, etc.; Intern Monatsschrift für Anat. und Hist., 1886, Bd. VII.

Keferstein : Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs, von Bronn. Fortg. von Keferstein, Bd. III, Ablh. 2.

V. Brunn : Untersuchungen ueber die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara; Arch. für mikr. Anat, Bd. XXIII, 1884.

Duval : Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques gastéropodes pulmonés; Paris, 1879.

Blomfield : The development of the spermatozoa. Part. II. Helix and Rana; Quart. Journ. of mikr. sc., vol. XXI, 1881.

de la Valette S^t-George : Spermatologische Beiträge; Arch. für mikr. Anat.; Bd. XXVII.

» Kölliker's Festschrift, 1887.

» Ueber die Genese der Samenkörper; Arch. für mikr. Anat.; Bd X, 1874.

Carnoy : La Cytodiérèse chez les arthropodes; La Cellule, t. I, f. 2.

» Biologie cellulaire.

Widersperg : Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper, Arch. für mikr. Anat., Bd. XXV, 1885.

Jensen : Archives de biologie, t. III.

» Untersuchungen über die Samenkörper der Saügethiere, Vögel und Amphibien. I. Saügethiere; Arch. für mikr. Anat., Bd. XXX, H. 3, 1887,

» Ueber die Struktur der Samenkörper bei Saügethieren, Vögeln und Amphibien; Anat. Anzeiger, I Jahrg., 1886.

Dubrueil : Étude anatomique et histologique sur l'appareil générateur du genre Helix, 1871.

Metschnikoff : Bericht der russ. Naturf. Vers. zu St-Petersburg; Abth. für Anat. und Phys., 1868.

Bütschli : Vorl. Mitth. über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen; Zeitschr. für wiss. Zool , Bd. XXI, 1871.

» Nähere Mittheilung, etc.; Ibid..

Prenant : Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la scolopendre, etc.; La Cellule, t. III, f. 3.

» Étude sur la structure du tube séminifère des mammifères, etc.; Thèse de Nancy, Paris, Savy, 1887.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Spermatogonies.

FIG. **1**. Spermatogonie à l'état de repos; Nebenkern polygonal. *Arion*; ac. osm., dissoc.; Vérick : 2—12.

FIG. **2**. Spermatogonie à l'état quiescent; Nebenkern en peloton. *Arion*; mêmes traitement et grossissement.

FIG. **3**. Spermatogonie au repos; Nebenkern rudimentaire *Helix nemoralis*; mêmes traitement et grossissement.

FIG. **4**. Spermatogonie à l'état de repos, montrant, outre un peloton que l'on peut considérer comme Nebenkern, d'autres formations regardées par PLATNER comme en étant distinctes. *Helix pomatia*; liq. FLEMMING, bleu d'EHRLICH, éosine; Vérick 1— 10.

FIG. **5**. Spermatogonie dans laquelle une de ces formations colorées en rose par l'éosine est reliée au noyau par un filament ténu. Même objet; mêmes traitement et grossissement.

FIG. **6** et **7**. Tiges d'union entre deux spermatogonies. Même objet; mêmes traitement et grossissement.

FIG. **8**. Tige anastomotique entre plusieurs spermatogonies Même objet; mêmes traitement et grossissement.

FIG. **9—14**. Stades successifs de la phase initiale de la division des spermatogonies. *Arion*; liqueur FLEMMING, bleu d'EHRLICH, éosine; Vérick : 2—12.

FIG. **15—19**. Autre série de la phase initiale, conduisant à la couronne équatoriale des fig. **17** et **17*a***. Mêmes objet, traitement et grossissement. (Pour l'explication détaillée de ces figures, voir le texte.)

FIG. **20**. Couronne équatoriale. Même objet; même traitement; Vérick : 1—12.

FIG. **21**. Fuseau à l'état réticulé (voir le texte). *Helix pomatia*; liq. FLEMMING Fol., bleu d'EHRLICH, éosine; Vérick : 1—10.

FIG. **22**. Fuseau dont la partie axile seule supporte des bâtonnets chromatiques. *Helix nem.*; liqueur FLEMMING, bleu d'EHRLICH, éosine; Vérick : 2—12.

FIG. **23**. Plaque cellulaire fusoriale? *Arion*; liqueur FLEMMING, safranine; Vérick : 2—12.

FIG. **24—30**. Régressions fusoriales diverses (voir le texte). *Arion*; liqueur de

Flemming, bleu d'Ehrlich, éosine; Vérick : 1—12, tube tiré pour les fig. **29** et **30**; 2—12 pour les fig. **24—28**.

FIG. **31**. Pointe fusionnée. *Helix nem.*; liqueur Flemming, bleu d'Ehrlich éosine; Vérick : 2—10.

PLANCHE II.

Spermatides et Spermatosomes.

Toutes ces figures, sauf la fig. **7** donnée d'après une préparation à l'état frais, ont été obtenues par dissociation après séjour plus ou moins prolongé dans l'acide osmique.

FIG. **1**. Spermatide à l'état de repos. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **2** et **3**. Situation des Nebenkern dans des spermatides jumelles. Fig. **2** : Arion; Vérick : 1—12. Fig. **3** : *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **4**. Spermatide en voie de différentiation; filament séminal primaire; formation de la partie intercellulaire. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **5**. Nebenkern de forme spéciale et juxtanucléaire; noyau muni d'une plaque postérieure granuleuse. *Helix nem* ; Vérick : 1—12.

FIG. **6**. Nebenkern situé en avant du noyau. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **7**. Spermatide à l'état frais, montrant la cupule nucléaire où s'enfonce le filament axile. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **8**. Tige axile traversant tout le noyau; situation respective des Nebenkern. *Arion*; Vérick : 1—12.

FIG **9**. Partie intracellulaire du filament axile en voie de formation. Même objet; même grossissement.

FIG. **9*a***. Formation de la partie intracellulaire du filament axile; la partie extracellulaire débute par une base conique réfringente. *Arion*; Vérick : 1—12.

FIG. **10**, Nebenkern bilobé. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **11**. Spermatide déjà très développée; la portion intranucléaire du filament axile est formée de deux grains superposés; plaque nucléaire granuleuse à la base du noyau; bouton terminant la partie intracellulaire du filament axile *Helix nem.*; Verick : 1—12.

FIG. **12**. Deux spermatides jumelles; début de la tige axile par deux grains dont le postérieur a la forme d'une plaquette; Spitzenknopf. *Helix nem* , Vérick : 1—12.

FIG. **13**. Nebenkern disloqué; bouton terminal de la partie intracellulaire du filament axile; origine nucléaire de cette partie par deux grains superposés. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **14**. Début de la modification du protoplasme; transformation de la tête; bouton terminal de la portion intraprotoplasmique du filament axile. *Arion*; Vériek : 1—12.

FIG. **15**. Tête entourée d'une boule protoplasmique. Mêmes objet et grossissement.

FIG. **16**. Formation de l'enveloppe spiralée; dissémination du Nebenkern. Mêmes objet et grossissement.

FIG. **17**. Enveloppe spiralée péricéphalique et péricaudale; bouton qui termine la partie intracellulaire du filament axile. *Arion*; Vérick : 1—12.

FIG. **18**. Place du Nebenkern dans l'enveloppe spiralée. *Arion*; Vérick :—12.

FIG. **19**. Place du Nebenkern dans l'enveloppe spiralée. *Arion*; autre préparation; Vérick : 2—12.

FIG. **20**. Spermatide dont la partie antérieure seule a été représentée, montrant un Spitzenknopf, une plaque granuleuse à la base du noyau, le début intranucléaire du filament axile. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **21**. Protoplasme péricéphalique, contenant le Nebenkern disloqué; Spitzenknopf. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

FIG. **22**. Spermatide avec une plaque au pôle antérieur et une autre au pôle postérieur du noyau. Spitzenknopf. *Helix nem.*; Vérick : 1—12.

1
2
3
4
6
7
8
5
15
14
10b
13
11
16
9
10
10a
12
18
17b
17a
17
19
21
20
24
25
22
23
26
27
29
30
31
28

1
2
3
4
5
6
7
8
9
9a
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

SUR LES

ÉLÉMENTS SÉMINAUX

des Reptiles

PAR LE

Dr A. PRENANT

CHEF DES TRAVAUX HISTOLOGIQUES A LA FACULTÉ DE MÉDECINE
DE NANCY.

OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

SUR LES

ELÉMENTS SÉMINAUX

des Reptiles.

On peut retrouver dans le tube séminifère des reptiles les formes cellulaires que l'on connaît dans celui des mammifères. En nous servant ici de la nomenclature de Sertoli(1), l'une des plus répandues sinon la plus généralement adoptée pour les éléments séminaux des mammifères, nous aurons à considérer : d'une part, la cellule fixe ou épithéliale, dont nous ne nous occuperons pas ici; d'autre part les cellules germinatives et cellules séminifères, les nématoblastes et spermatozoïdes, toutes formes cellulaires qui représentent des générations successives, descendues de cellules épithéliales à leur tour, si du moins, ce qui est probable, la parenté de ces deux ordres d'éléments est la même que chez les mammifères.

Nous suivrons pour l'exposé de ces observations, la marche de nos précédents mémoires, c'est-à-dire que nous examinerons : 1° les cellules-mères (cellules séminifères et germinatives), et successivement : *a*) leur structure à l'état de repos, *b*) les particularités de leur division; 2° les cellules spermatiques (nématoblastes et spermatozoïdes).

Mes recherches ont porté sur le gecko (*Gecko communis*), l'orvet (*Anguis fragilis*), le lézard (*Lacerta agilis*), la vipère (*Vipera aspis*). Le gecko a surtout été étudié; c'est à lui que se rapportent, sauf indication contraire, mes observations.

J'ai procédé par dissociation de pièces traitées pendant 1 à 3 jours dans l'acide osmique au 1/100.

(1) Srrtoli : *Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto;* Arch. per le sc. mediche, 1878.

I.

Les Cellules-mères.

(Cellules germinatives et séminifères.)

A. *Cellules à l'état de repos.*

Sur des dissociations, les cellules séminifères se distinguent des autres par leur forme plus ou moins en raquette, par leur taille qui est relativement considérable, par leur noyau arrondi, volumineux, pourvu d'un petit nucléole très net, et surtout par l'état de leur protoplasma.

Celui-ci est granuleux; mais dans cet aspect grenu, il y a des degrés suivant les régions du corps protoplasmique que l'on considère. D'une façon à peu près constante, le cytoplasme est plus particulièrement granuleux dans un zone périnucléaire, qui fait tout le tour du noyau. Très souvent cependant cette région granuleuse, au lieu de former une zone périnucléaire complète, est limitée à une certaine étendue de la périphérie du noyau, et constitue à côté de celui-ci une plage juxtanucléaire en forme de croissant, FIG. **1** et **2**; vu de face, ce croissant se présente sous l'aspect d'une tache sombre, frangée, irrégulière, FIG **7**. Cette disposition a déjà été signalée par BÜTSCHLI sur des arthropodes(1), par DE LA VALETTE S^{t}-GEGRGE chez la blatte et la forficule; je l'ai trouvée de mon côté chez la scolopendre et chez les gastéropodes pulmonés (3).

Dans ce croissant de cytoplasme granuleux, on ne remarque très souvent rien de particulier; aucune des granulations dont il se constitue ne se distingue des autres soit par une taille plus considérable, soit par une forme particulière, FIG. **1** et **2**. Mais d'autres fois, çà et là sont disséminés

(1) BÜTSCHLI : *Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwickelung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen*; Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XXI, 1871. — Id. : Nähere Mittheilung, etc.; Ibid..

(2) DE LA VALETTE S^{t} GEORGE : *Spermatologische Beiträge*; Arch. für mikr. Anat., Bd. XXVII. — Id. : Kölliker's Festschrift, 1887.

(3) PRENANT : *Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre*; La Cellule, t. III. — Id. : *Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés*; Ibid., t. IV

dans cette masse grenue de petits bâtonnets tortueux sans relation les uns avec les autres, FIG. **8**. Dans d'autres cellules séminifères, on trouve, au milieu du croissant granuleux un corps de forme et de constitution variées. Tantôt il se compose de l'assemblage de 2 à 3 ou d'un plus grand nombre de grains plus gros que tous les autres; de là une formation muriforme, FIG. **3** et **5**; d'autres fois il se présente sous la forme d'un peloton, FIG. **4**; plus souvent enfin, il se montre sous l'aspect d'un corps bien limité, de forme soit ovale, FIG. **6**, soit polygonale ou peut-être polyédrique. Ce corps n'a d'abord qu'un contour assez indécis, formé par un certain nombre de granules cytoplasmiques qui lui font une bordure complète. La région entourée par cette bordure de granules s'éclaircit en raréfiant sans doute sa substance, la bordure au contraire devient plus foncée en se condensant; il en résulte un corps qui paraît creux et nettement circonscrit : ce corps est le »Nebenkern.«

Les formes variées de Neberkern que je viens de rapporter, et dont la plus parfaite paraît la dernière mentionnée, j'ai pu les observer facilement sur des éléments qui avaient séjourné assez longtemps dans l'acide osmique. Le Nebenkern était alors en effet vivement coloré en noir, et ressortait ainsi parfaitement sur le fond protoplasmique où il était plongé; les FIG. **9** à **13** donnent une idée de ces aspects.

Je suis tout disposé à admettre, bien que je n'aie pu le constater sur les cellules séminifères des reptiles, à cause de la petitesse en général des éléments séminaux dans ce groupe, que la forme polygonale du Nebenkern dérive de la forme en peloton, et que le peloton à son tour n'est que le résultat d'un agencement spécial et sans doute aussi d'une certaine modification chimique de quelques travées du réticulum cytoplasmique; ces transformations frappent une région de cytoplasma qui se présente sous la forme d'une zone périnucléaire ou d'un croissant juxtanucléaire.

J'ajouterai, pour ce qui concerne la situation du Nebenkern, une remarque que j'ai déjà faite ailleurs, à propos de la scolopendre et des gastéropodes; c'est que dans des cellules jumelles, FIG. **14** et **15**, le croissant granuleux de chaque cellule occupe une position symétrique par rapport au plan de séparation des deux cellules. Je me suis expliqué ailleurs sur l'importance de cette disposition (1).

Les cellules germinatives, qui chez les reptiles comme chez les mammifères représentent de jeunes cellules séminifères, n'offrent pas le croissant

(1) PRENANT : Loc. cit.

granuleux, non plus que la zone périnucléaire qui distinguent le corps protoplasmique des cellules séminifères. Chez les reptiles comme chez les mammifères, on peut nommer cellule germinative un élément arrondi, plus petit que ne l'est la cellule séminifère, pourvu d'un noyau volumineux et d'un nucléole, qu'entoure une zone très mince de protoplasma; dans ce protoplasma on ne remarque aucune différentiation particulière, FIG. **16** et **17**.

B. *Divisions cellulaires.*

Sur ce sujet je n'ai que peu de chose à dire, l'exiguité des éléments séminaux des reptiles étant une condition défavorable à l'étude de leur division, si bien que tout ce que l'on peut espérer obtenir sur ce point, c'est la constatation de faits que l'on a appris à connaître ailleurs.

C'est ainsi que j'ai retrouvé chez l'orvet des fuseaux parfaitement dimidiés, à côté d'autres qui se montraient absolument simples.

J'ai trouvé aussi dans mes coupes des régressions fusoriales analogues à celles que j'ai décrites ailleurs (scolopendre, gastéropodes); cependant je n'ai pas vu ici les tiges d'union que j'avais observées chez la scolopendre.

II.

Cellules spermatiques.

(Nématoblastes et Spermatozoïdes.)

Le nématoblaste se présente sous l'aspect d'une cellule polyédrique, dont le corps protoplasmique granuleux loge un Nebenkern, dont le noyau arrondi renferme ou non une tache nucléolaire, FIG. **18** et suivantes. Le Nebenkern du nématoblaste est un corps arrondi, complétement délimité ou non, et dans ce dernier cas laissant voir avec évidence qu'il se constitue par la soudure de grains du cytoplasme, FIG. **22**. Certains nématoblastes se montrent pourvus d'un prolongement long et grêle, dans lequel il faut peut-être voir le représentant de ce que VON BRUNN a appelé » queue primaire « et PLATNER » filament séminal primaire «, FIG. **19**.

D'autres nématoblastes sont pourvus d'une queue filiforme, qui au lieu de prolonger simplement le corps cellulaire, vient s'attacher au noyau, en traversant le corps protoplasmique, par l'intermédiaire d'un » bouton caudal « FIG. **20**, **21**, etc.. Dans ces nématoblastes donc, la queue possède une partie extracellulaire, qui résulte peut-être de l'élongation pure et simple du filament séminal primaire que nous venons de voir, et une partie intracellulaire, très courte puisque le corps protoplasmique est peu épais, dont le mode de formation est apparemment le suivant : cette portion du filament est due à la soudure de grains placés en file, FIG. **24** et **26**. Il faut cependant faire des réserves au sujet de l'origine de ce filament intracellulaire. S'il est en effet indiscutable que le filament extracellulaire se prolonge dans l'intérieur de la cellule par une série de granulations, il n'est pas du tout prouvé que ces granulations servent à constituer le filament dans sa portion intracellulaire, et il se peut que, celui-ci préexistant et ayant été constitué d'une autre façon, les granulations que l'on voit le long de lui, et qui indiquent sa direction tout en le dérobant aux yeux de l'observateur, ne soient que surajoutées, formées peut-être par une sorte de précipitation du cytoplasme; cette précipitation (expression commode, mais évidemment impropre) se

ferait le long du filament agissant comme un corps étranger dans le corps protoplasmique du nématoblaste. Ai-je besoin de faire remarquer combien cette interprétatation s'accorde avec les données les plus récentes sur l'origine du filament caudal, avec celles de Fürst (1) par exemple, pour qui le filament axile de la queue émane du noyau?

Il est fréquent que la queue s'insère tout près de cet amas qui représente le Nebenkern, et qui, suivant qu'il est vu de face ou de profil, paraît un disque ou un croissant. Il arrive même que les granulations de la portion caudale intracellulaire, viennent se perdre dans le corps en question, FIG. **24**, ou bien que, s'il existe un bouton caudal auquel la queue s'attache, celui-ci paraisse l'une des granulations dont se compose l'amas qui figure le Nebenkern, plus grosse seulement et plus brillante que les autres.

Les rapports entre l'origine du filament caudal et le Nebenkern ne sont pas toujours ceux qui viennent d'être indiqués; il se présente des nématoblastes, dont le développement ne paraît cependant pas plus avancé, où le bouton caudal et le Nebenkern sont à l'opposite l'un de l'autre. Cette situation, qui, sur des nématoblastes encore peu différentiés, ne se présente qu'incidemment, devient la règle et semble définitive sur des cellules plus avancées dans leur transformation, FIG. **27**, **28** et **29**. Je m'explique mal ce changement de rapport, et n'ose parler d'une migration du Nebenkern vers le pôle du noyau qui doit devenir libre.

En somme ce fait, qu'au début du moins, on trouve voisines les unes des autres les parties suivantes, le Nebenkern, le bouton caudal et les granulations de la partie intraprotoplasmique du filament caudal, destinée sans doute à devenir le Mittelstück, et ce fait, que toutes ces formations apparaissent dans la partie granuleuse en forme de croissant du nématoblaste, semblent indiquer que c'est aux dépens des granulations de ce croissant que ces diverses formations se développent, et que malgré leur configuration bien différente elles ont une même origine.

Le Nebenkern va se délimiter de mieux en mieux, et prendre l'aspect qu'il offre à l'état parfait dans les cellules séminifères. Mais plus que là il s'éclaircira, si bien qu'il paraîtra bientôt à côté du noyau sous forme d'un disque très clair, à double contour, FIG. **27**, **28** et **29**. Quand le Nebenkern a subi cette transformation, il se montre toujours accolé au pôle antérieur

(1) FÜRST : *Ueber die Struktur und die Entwickelung der Samenkörperchen der Saügethiere*; Anat. Anzeiger, 1 sept., 1886. — Id. : *Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren;* Arch. für mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.

du noyau. En cette situation il pâlit de plus en plus et, à un certain moment, semble perdre tout contour. En même temps il fait réellement saillie hors des limites de la cellule. FIG. **31** et **32**. Un peu plus tard il perd sa forme arrondie, et par son extrémité libre s'effile en une courte pointe, FIG. **39**, de telle sorte qu'il représente à présent un chapeau pointu qui coiffe le pôle antérieur du noyau. Il est possible que ce corps soit rejeté, et qu'il corresponde, de par sa situation, et de par son expulsion ensuite, à une Kopfkappe.

C'est du moins la seule interprétation qui me paraisse convenir à des cellules telles que celles des FIG. **30**, **34** et **41**. Il me semble que le Nebenkern qui a pâli de plus en plus et a fini par se confondre avec la zone de protoplasma qui surmonte le pôle antérieur du noyau, après avoir coiffé ce pôle pendant un certain temps, s'en échappe et disparaît désormais de la constitution du nématoblaste. La coiffe peut d'ailleurs être de forme variable: conique ou même effilée, ou bien hémisphérique, prolongée FIG. **36**, **38**, **40** et **43**, ou non FIG. **37**, en une petite pointe.

Pendant ce temps le noyau, de sphérique qu'il était, a pris une forme ovoïde ou ellipsoïdale. Puis il s'allonge, et en même temps il se segmente en travers, ou tout au moins paraît segmenté par une, deux, puis plusieurs lignes transversales en autant de tronçons superposés. Dans les FIG. **35**, **42**, **43**, le noyau paraît composé de trois pièces dont l'antérieure peut bien être considérée comme la Kopfkappe non encore rejetée, et dont les deux autres correspondent sans doute aux deux hémisphères, diversement différentiés, connus depuis si longtemps déjà. Mais il ne suffira plus d'une pareille interprétation, dès que l'on se trouvera en présence de cellules telles que celles de la FIG. **43***a*, et mieux encore de la FIG. **44**. Sur la première déjà, il est peu probable que la plus antérieure représente le Kopfkappe; car l'aspect de cette partie terminale est le même que celui des autres segments; elle appartient donc au noyau, qui se trouve indubitablement partagé en trois morceaux. Dans les FIG. **44** et **45**, ce ne sont plus d'ailleurs seulement trois, mais quatre pièces superposées qui forment le noyau. En outre, sur la FIG. **47**, on remarque une strie axile qui court tout le long du noyau; je dois ajouter que c'est la seule fois que j'ai eu cet aspect sous les yeux. Dans la FIG. **46**, le nombre des segments a encore augmenté et se trouve porté à cinq. Enfin, dans les FIG. **48**, **49**, **50**, **51**, **52**, **53**, **54**, il est devenu beaucoup plus cousidérable encore, et le noyau a fini par prendre une figure presque filiforme.

J'appelle l'attention sur les FIG. **50**, **51**, **53**, qui montrent le détail suivant : le noyau, que désormais en raison de sa forme nous pouvons nommer la tête, se termine postérieurement par un segment très allongé qui se continue sans interruption ou à peu près par le filament caudal. Ce segment, en **51** et surtout en **53**, est manifestement partagé lui-même en plusieurs petits disques. Il est extrêmement probable, surtout si on se rapporte au spermatozoïde adulte de la FIG. **64**, que cette pièce représente le Mittelstück. Je n'ai pu observer d'une façon nette si ce Mittelstück se développe en avant du bouton caudal, c'est-à-dire aux dépens du segment céphalique le plus postérieur, ou bien s'il prend naissance en arrière de ce même bouton, devant ainsi son origine à la courte portion du filament caudal qui occupe une situation intraprotoplasmique. Cette question cependant présentait un grand intérêt, et c'est un regret pour moi de rester ignorant à cet égard.

Les nématoblastes à tête pluriarticulée, dont je viens de faire mention, sont encore pourvus d'un corps protoplasmique volumineux, granuleux et présentant çà et là de petits amas de granulations plus serrées. Sous le rapport de la dimension de leur corps protoplasmique, les nématoblastes des FIG. **55**. **56**, **57**, **58**, peuvent être placés sur le même rang que les précédents. Mais le contenu de ce corps protoplasmique, et surtout l'aspect de la tête, sont absolument différents de ce qu'ils étaient en **48** à **54**.

Le protoplasme en effet nous montre que les granulations cytoplasmiques ont pris la forme de petites plaquettes, qui se sont disposées en une file parallèle à l'axe de la tête; on voit une seule file en **58**; en **55**, il en existe une de chaque côté de la tête. De plus la tête, qui était si nettement segmentée dans les FIG. **48** à **54**, ne l'est plus du tout sur les FIG. **55** et suivantes. La segmentation s'est évidemment effacée; tout au moins ne voit-on plus les lignes qui à l'extérieur en révèlent l'existence. Elle ne s'est conservée, en ces figures, que dans cette petite région postérieure que nous avons considérée comme le Mittelstück, qui se présente segmentée en **55** et **57**, mais qui se montre en **56**, **58** et **60** sous un autre aspect. La FIG. **67** empruntée au lézard, et la FIG. **68** prise chez l'orvet, offrent une phase du développement des nématoblastes à peu près semblable. La FIG. **59** peut servir d'intermédiaire entre les FIG. **54** et précédentes, et les FIG. **55** et suivantes. En effet la tête y est encore segmentée comme en **54**, et d'autre part les granulations cytoplasmiques s'y mettent en ligne comme en **55**, sans avoir cependant pris la forme de plaquettes qui les distingue dans cette dernière figure.

En **60** et **70** je trouve que deux de ces plaquettes se sont accolées à la tête, à laquelle ils forment une enveloppe partielle; en **70**, les granulations cytoplasmiques rangées en série vont sans doute se fixer sur la tête pour l'entourer. En **71** (orvet), cet engaînement est opéré. Cette figure offre, dans un corps protoplasmique encore abondant, une tête formée d'une partie antérieure nue qui dépasse le corps protoplasmique, et d'une portion postérieure à gaîne irrégulière, noirâtre, évidemment constituée par la soudure incomplète des granules cytoplasmiques entre eux et leur adaptation à la tête. Un Mittelstück segmenté termine la tête et l'attache au filament caudal. L'enveloppe que les granules cytoplasmiques forment à la tête du nématoblaste peut être noire, irrégulière au point de se présenter sous la forme qu'elle a en **74** (vipère), figure que **75** précède sans doute. Quant à la FIG. **73** (nématoblaste d'orvet vu de trois-quarts), c'est un état pareil à celui de la FIG. **71**, qu'elle représente avec cette différence que c'est ici la partie antérieure de la tête qui se trouve engaînée par les granules cytoplasmiques, au lieu que la partie postérieure demeure nue.

Considérons maintenant les FIG. **65**, **66**, **61**, **62**, **63**, **69**, **72**.

Dans toutes, la masse du corps protoplasmique a considérablement diminué. En **66**, elle a disparu jusqu'à ne plus être représentée que par deux boules superposées; en **65**, il n'y a plus qu'une seule de ces sphères; en **68**, une petite masse de protoplasma a seule persisté autour du Mittelstück et de l'extrémité caudale de la tête. Avec les FIG. **61**, **62**, **63**, le reste protoplasmique semble avoir subi une nouvelle modification. Il me paraît réduit à une coque qui est ornée de plaquettes, FIG. **61**, **63**, déposées à sa face interne en une rangée parallèle à l'axe de la tête, que cette coque entoure, ou bien qui est, comme la FIG. **62** le ferait plutôt croire, segmentée sinon complétement du moins assez profondément; les plaquettes des FIG. **61** et **63** ne seraient que l'aspect des incisures transversales de la coque protoplasmique, vues de face.

Les dessins **65** et **66** méritent encore de fixer notre attention. On y voit que la partie de la tête, qui est située en avant du reste ou des résidus protoplasmiques, est lisse. Celle que les boules cytoplasmiques englobent est segmentée, ou tout au moins ornée d'incisures plus ou moins profondes. Enfin la région de la tête qui vient derrière la précédente se montre en **66** sous l'aspect d'un Mittelstück; en **65**, elle est formée de plusieurs segments dont les deux derniers au plus pourraient passer pour la pièce intermédiaire, les autres correspondant évidemment à la deuxième région intraprotoplas-

mique de la tête de la FIG. 66, libérée en 65 de tout protoplasme, mais ayant gardé une segmentation évidente.

Avec la FIG. 72, qui appartient au lézard, tout protoplasme s'est évanoui, mais les granules cytoplasmiques se sont disposés autour de la partie postérieure de la tête en une enveloppe épaissie, irrégulière, noirâtre.

La FIG. 64 représente sinon l'état adulte, du moins la forme paraissant la plus voisine de cet état, sous laquelle j'aie vu les spermatozoïdes du gecko. En cette figure, tout reste protoplasmique a disparu; toute trace d'articulation a cessé d'exister aussi bien sur la tête que sur le Mittelstück. La première, épaisse, brunâtre, tranche nettement sur le second, qui est clair et de calibre moindre.

RÉSUMÉ ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

I. Je rappellerai les résultats suivants contenus dans les observations ci-dessus exposées :

A. *Cellules séminifères (spermatogonies), cellules germinatives.*

J'ai retrouvé sur les cellules séminifères le croissant granuleux de cytoplasme, formateur du Nebenkern, qui se présente dans les éléments homologues d'autres animaux, en particulier des arthropodes, des gastéropodes, des mammifères. J'y ai revu le Nebenkern lui-même sous des formes variées. J'y ai observé enfin la disposition respective très particulière que montrent les Nebenkern dans des cellules jumelles. Les cellules germinatives ne présentent aucun de ces détails de structure.

B. *Nématoblastes et spermatozoïdes (spermatides et spermatosomes).*

Dans les nématoblastes j'ai vu également le Nebenkern, qui ici aussi se forme au sein d'un croissant de granules. La destinée de ce corps m'a paru être la suivante : après avoir gagné le pôle antérieur du noyau en voie de différentiation, le Nebenkern pâlit et semble, conjointement avec le protoplasme qui l'entoure et dans lequel il se confond plus ou moins, devenir une Kopfkappe, munie elle-même d'une pointe. Cette Kopfkappe, de forme variable, est plus tard rejetée.

Je ne crois d'ailleurs pas que le seul Nebenkern doive son origine à ce croissant granuleux, qui fournit encore, semble-t-il, le bouton caudal, et

quelques granules dont se constitue apparemment l'origine du filament caudal,c'est-à-dire le Mittelstück. Ainsi une portion seulement des cytomicrosomes du croissant granuleux serait utilisée pour le Nebenkern, rejeté lui-même sous forme de Kopfkappe. D'ailleurs, comme on va le voir dans un instant, ces cytomicrosomes aux dépens desquels le Nebenkern certainement, et peut-être aussi le bouton caudal ainsi que le Mittelstück se développent, ne sont pas les seuls que le corps cellulaire puisse contenir; un peu plus tard, il ena pparaît d'autres dans son intérieur, qui ont une destinée différente.

Après que le noyau s'est divisé en deux segments que l'on peut considérer comme les hémisphères différentiés de Merkel, il continue à se partager au moyen d'incisures transversales en segments superposés, au nombre de 3, 4, 5 à 10, etc. Il semble que le Mittelstück soit le dernier de ces segments, subdivisé lui-même en articles; cependant je ne puis en aucune façon l'affirmer.

La tête qui montrait une articulation très nette cesse de le faire, et prend un aspect lisse. Au même moment, un certain nombre de granulations cytoplasmiques se disposent en file le long de la tête, et prennent un aspect noirâtre spécial, en même temps qu'une forme en plaquette très caractéristique. Ces nouveaux cytomicrosomes spéciaux s'appliquent sur une partie de la tête, la région postérieure le plus souvent, et déterminent en cette région l'aspect d'une nouvelle segmentation, qui ne tient peut-être qu'à la juxtaposition de ces plaquettes appliquées sur la tête en une sorte de gaîne moniliforme. Peu à peu l'enveloppe en question se fond dans la substance de la tête qui reprend l'aspect lisse qu'elle ne quittera plus désormais.

II. Si nous cherchons à rattacher ces faits, et particulièrement ceux qui concernent la différentiation du nématoblaste, à ceux qui sont connus jusqu'à présent, nous voyons que le nématoblaste du reptile diffère de la cellule spermatique de l'hélix par exemple (1), en ce que le Nebenkern y est rejeté. Mais nous trouvons d'autre part qu'à un certain moment paraissent dans le cytoplasme du nématoblaste des microsomes qui se disposent autour de la tête du futur spermatozoïde sous la forme d'une enveloppe, comparable à celle que constituent autour de la partie intraprotoplasmique du filament axile de l'hélix (qui sans doute correspond au Mittelstück) le

(1) Prenant : Loc. cit..

protoplasma de la spermatide et le Nebenkern tout ensemble. Ici c'est la tête qui s'entoure de cette enveloppe; chez l'hélix et l'arion c'était la partie initiale de la queue, le Mittelstück; là est toute la différence, atténuée encore par ce fait que chez l'hélix même, lorsqu'il reste du protoplasma autour du noyau, celui-ci forme une gaîne péricéphalique pareille à celle dont le filament caudal se trouve entouré.

J'ai d'ailleurs à peine besoin de faire remarquer combien les faits que j'ai rapportés au sujet de la formation de l'enveloppe chez les reptiles ressemblent étroitement à ceux que v. Brunn (1) a décrits chez les mammifères et aussi chez les oiseaux, au moins chez le coq et le canard. Mes fig. **54**, **55**, **59**, **60**, **61**, **62**. **63**, **64**, se rapportent évidemment au même phénomène que v. Brunn a voulu marquer dans ses figures 5, 6, 7 et 8.

Quant à la première segmentation qui paraît sur la tête du gecko, et qui est dûe bien réellement à une métamérisation de la substance même du noyau, je ne l'ai vue décrite nulle part.

Je terminerai par quelques considérations sur la valeur des différentes parties constitutives des spermatozoïdes adultes. Ne voulant pas étendre trop loin ces considérations, je les limiterai surtout à la comparaison des spermatozoïdes des reptiles avec ceux des oiseaux qui semblent en être assez voisins; ce fait n'a rien de surprenant, étant donnée la parenté étroite de ces deux groupes. On sait que Schweigger-Seidel (2), sur le pinson et aussi le moineau, a vu que la tête, en forme de tire-bouchon, est constituée de deux parties, dont l'inférieure est plus foncée, plus vivement colorée par le carmin que la supérieure, et se trouve assimilée par l'auteur au Mittelstück des mammifères. C'est, suivant Schweigger-Seidel, sur la partie supérieure que se trouvent ces membranes spéciales, sans doute comparables à l'enveloppe que nous avons vue chez les reptiles.

Ensuite von Brunn (3) homologue d'une autre façon les pièces constitutives de la tête des spermatozoïdes du moineau. Pour lui, la partie inférieure n'est pas le Mittelstück, mais le représentant de ce que Retzius (4) chez les salamandrines a appelé » Hauptstück « (de la tête), tandis que la pièce supérieure correspond au » Spiesstück « du même auteur; la pièce inférieure de la tête chez le moineau, comparée à la tête du spermatozoïde

(1) von Brunn : *Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper bei Saügethieren und Vögeln*; Arch. für mikr. Anat., 1884.

(2) Schweigger-Seidel : Arch. für mikr. Anat., Bd. I, 1865.

(3) von Brunn : Loc. cit..

(4) Retzius : *Biologische Untersuchungen*, 1881.

des mammifères, la représente tout entière. Quant au Mittelstück, il n'est pas, suivant von Brunn, une émanation de la tête, ainsi qu'Helman (1) et Klein (2) l'ont voulu, mais simplement la portion entière, beaucoup plus sombre que le reste du » Hauptstück « caudal. Le Mittelstück est donc d'origine non pas nucléaire mais bien protoplasmique, comme la queue dont il n'est qu'une portion; dès lors il est bien mieux désigné du nom de » Verbindungsstück « (Retzius) que par l'ancienne dénomination de » Mittelstück « couramment usitée depuis Schweigger-Seidel.

Quant à moi, voici ce qui me semble ressortir de mes observations. La tête se constitue de deux parties, distinctes pendant le développement du spermatozoïde, indistinctes dans un spermatozoïde adulte, fig. **61**. L'une de ces parties est lisse, antérieure, elle ne se couvre pas d'enveloppe, au moins d'après ce que j'ai vu : elle correspond peut-être à la pièce antérieure de Schweigger-Seidel, avec cette différence que chez le pinson ce serait précisément elle qui s'entourerait d'une enveloppe; elle représente en tout cas d'une façon certaine le » Spiesstück « de Retzius. La partie postérieure s'entoure manifestement d'une gaîne de granules cytoplasmiques; elle est l'homologue du » Hauptstück « de Retzius. Dans un spermatozoïde adulte, cette distinction de la tête en deux régions n'est plus possible.

Le Mittelstück, sur l'origine duquel je ne suis pas fixé, mais que je suis disposé à reconnaître, par analogie avec ce qui se passe ailleurs, comme étant d'origine protoplasmique, est représenté, en *m*, fig. **61**. Il se contracte et perd sa segmentation pour devenir la pièce *m* du spermatozoïde adulte, fig. **64**.

Enfin, qu'il me soit permis, sans revenir sur l'interprétation de mes fig., de comparer mes dessins, fig. **27**, **28**, **29**, **31**, **32** par exemple avec les fig. 20 à 23, 25 et 26 de la spermatogénèse chez la *Cucumaria frondosa* d'après Jensen (3), en attirant l'attention sur la dépression *d* que représente l'auteur à la partie antérieure du noyau, dépression de laquelle sort une gouttelette de substance pâle. A une période du développement correspondante, Jensen a trouvé chez la raie une formation pareille (4). C'est la même chose que ce

(1) Helman : *Ueber die Entwickelung der Spermatozoen der Wirbelthiere*; Dissert., Dorpat, 1879.

(2) Klein : *Beiträge zur Kenntniss der Samenzellen und der Bildung der Samenfäden bei Saügethieren*; Centr. für med. Wiss., 1880, n° 2°.

(3) Jensen : *Recherches sur la spermatogénèse*; Arch de Biologie, t. IV, 1883.

(4) Jensen : Loc. cit., fig. 49, 51, 52.

qu'Herrmann (1) a décrit chez les crustacés et les sélaciens sous le nom de » nodule céphalique «. C'est enfin une formation comparable au Spitzenknopf peut-être, ou mieux à la Kopfkappe des auteurs.

Quant à l'aspect de mes fig. **36**, **38**, **43** et autres, il peut les faire placer en regard de la fig. 14 de von Brunn (2), dans laquelle cet auteur émet l'idée que la partie antérieure de la tête très claire pourrait bien être une Kopfkappe, tout en reconnaissant que cette interprétation est en contradiction avec le fait qu'il a observé chez les mammifères : l'origine protoplasmique de la Kopfkappe.

NOTA. Nous ne croyons pas nécessaire de donner ici une légende détaillée de la planche, pour l'explication de laquelle nous renvoyons au texte. Toutes les figures ont été dessinées d'après examen à l'aide de l'ocul. 2 et de l'obj. imm. hom. n° 12 de Vérick.

(1) Herrmann : Comptes rendus, t. 93. — Id. : *Recherches sur la spermatogénèse chez les Sélaciens*; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1882. — Id. : Comptes rendus, t. 97, n° 18.

(2) von Brunn : Loc. cit..

OUVRAGES CITÉS.

Sertoli : Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto; Arch. per le sc. mediche, 1878.

Bütschli : Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen; Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XXI, 1871.

» : Nähere Mittheilung, etc.; Ibid..

de la Valette St-George : Spermatologische Beiträge; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVII.

» : Kölliker's Festschrift, 1887.

Fürst : Ueber die Struktur und die Entwickelung der Samenkörperchen der Saügethiere; Anat. Anzeiger, 1 sept., 1886.

» : Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV, 1887.

von Brunn : Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper bei Saügethieren und Vögeln; Arch. f. mikr. Anat., 1884.

Schweigger-Seidel : Arch. f. mikr. Anat., Bd. I, 1865.

Retzius : Biologische Untersuchungen, 1881.

Helman : Ueber die Entwickelung der Spermatozoen der Wirbelthiere; Dissert., Dorpat, 1879.

Jensen : Recherches sur la spermatogénèse; Arch. de Biologie, t. IV, 1883.

Herrmann : Comptes rendus, t. 93.

» : Recherches sur la spermatogénèse chez les sélaciens; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1882.

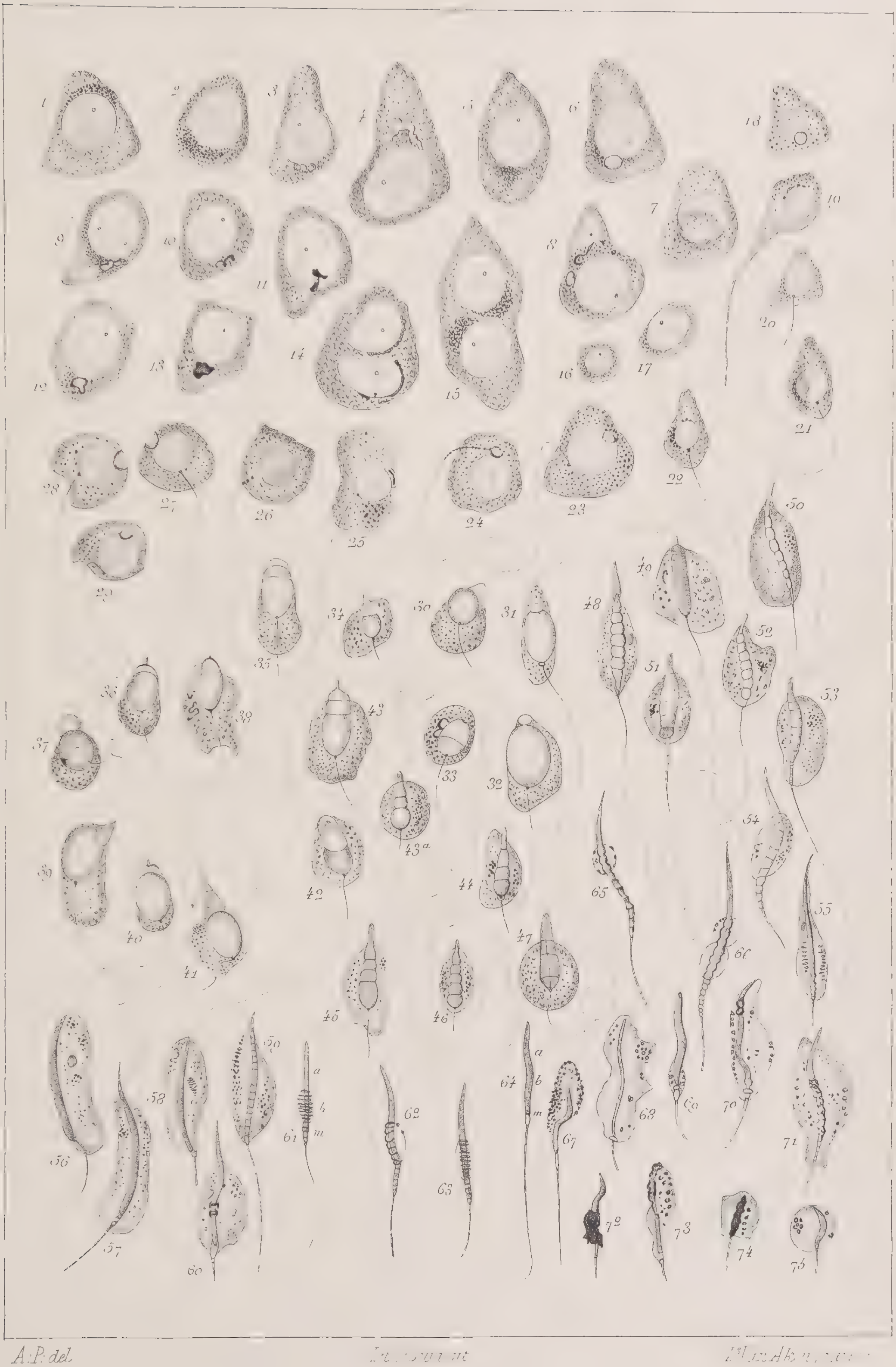
» : Comptes rendus, t. 97, n° 18.

Prenant : Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la scolopendre, etc.; La Cellule, t. III.

» : Observations cytologiques sur les éléments séminaux des gastéropes pulmonés; La Cellule, t. IV.

Klein : Beiträge zur Kenntniss der Samenzellen und der Bildung der Samenfäden bei Saügethieren; Centr. f. med. Wiss., 1880, n° 20.

Planche. III.



A.P. del.

LA STRUCTURE

DE LA

moelle des os et la genèse du sang

CHEZ LES OISEAUX

PAR

le Dr J. DENYS

PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 1er *décembre* 1887.)

Travaux du laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale de l'université de Louvain.

AVANT-PROPOS

Nous nous proposons d'inaugurer par le présent travail une série de publications sur diverses questions se rapportant au sang, et dont nous avons receuilli les éléments durant ces dernières années. Parmi ces questions figure celle de la genèse des globules rouges. Pour bien interpréter ce phénomène, il est indispensable, comme pour beaucoup d'autres, de recourir aux lumières de l'anatomie comparée, et de l'étudier d'abord chez les animaux à globules rouges nucléés. Parmi ces derniers, les oiseaux nous semblent à plusieurs titres mériter la préférence.

C'est donc par eux que nous commencerons.

Notre travail comprend les paragraphes suivants :

1° Exposé historique.

2° Structure de la moelle osseuse chez les oiseaux non saignés.

3° Genèse des globules rouges et des leucocytes éosinophiles, érythroblastes et leucoblastes.

4° Modifications de la moelle et genèse des globules rouges et des leucocytes éosinophiles chez les pigeons saignés.

5° Structure de la moelle chez les oiseaux présentant un vice de nutrition.

6° Remarques générales sur la structure de la moelle chez les oiseaux.

LA STRUCTURE

de la moelle des os et la genèse du sang

CHEZ LES OISEAUX

§ 1. Exposé historique.

Nos premières connaissances positives sur le lieu de formation des globules datent de l'année 1868. Nous les devons à Neumann(1) qui découvrit dans la moelle rouge des os l'existence de deux espèces de cellules : les unes présentant tous les caractères des globules blancs, les autres colorées en jaune et possédant un protoplasme homogène et réfringent comme les globules rouges.

C'étaient les mêmes éléments que Klebs (2) avait décrits dans le sang des embryons. Neumann les considéra comme des hématies en voie de formation et leur donna le nom d'hématoblastes. Il démontra en outre qu'ils deviennent beaucoup plus nombreux après les pertes sanguines et, qu'à une certaine époque de la vie intra-utérine, ils remplacent les globules rouges. Il fournit ainsi de nouvelles preuves de la rélation qui existe entre ses hématoblastes et les globules rouges.

Ces données importantes furent confirmées peu de temps après par Bizzozero (3), et plus tard par une foule d'autres observateurs : Hoyer (4), Foa (5), Cohnheim (6), Litten et Orth (7), Blechman (8), Osler (9), Rindfleisch (10), Obrastzow (11), Korn (12), Malassez (13), etc.

(1) Neumann : C. f. d. med. Wiss., 1868, p. 689; et Arch. d. Heilk., 1869, B. X.
(2) Klebs : Virch. Arch., B. 38, p. 170.
(3) Bizzozero : C. f. d. med. W., 1868.
(4) Hoyer : Virch. Jahrb., 1870, p. 45.
(5) Foa : Sur l'origine des globules rouges du sang; Arch. ital. de Biol., t. I, 1882.
(6) Cohnheim : Berlin. klin. Wochenschr., 1877.
(7) Litten et Orth : Berlin. klin. Wochenschr..
(8) Blechman : Arch. d. Heilk., B. XIX, 1878.
(9) Osler : C. f. d. med. Wiss., 1878.
(10) Rindfleisch : Arch. f. mikr. Anat., B. XVII, 1880.
(11) Obrastzow : C. f. d. med. Wiss , 1880.
(12) Korn : C. f. d. med. Wiss., 1880.
(13) Malassez : Arch. d. phys. norm. et path., 1882.

Mais si la plupart des auteurs sont d'accord pour voir dans les cellules à hémoglobine une étape de la formation des globules rouges, de nombreuses divergences se sont fait jour sur l'origine de ces éléments eux-mêmes. Sont-ce des globules blancs transformés et imprégnés de matière colorante, ou bien constituent-ils une catégorie spéciale de cellules, mêlée aux éléments lymphatiques de la moelle, mais ne présentant avec eux aucun rapport de descendance? Telles sont les questions sur lesquelles ont roulé une grande partie des travaux sur l'origine des globules rouges.

Sous l'influence des idées régnantes, et d'après lesquelles les globules rouges dérivaient des globules blancs, on considéra tout d'abord la cellule de Neumann, comme constituant le chaînon qui reliait entre eux ces deux éléments. Cette manière de voir fut adoptée par Neumann et Bizzozero dans leurs premiers travaux.

En 1877, Vulpian(1) décrivit dans le sang des grenouilles auxquelles il avait pratiqué l'ablation d'un membre postérieur, opération accompagnée d'une hémorrhagie considérable, deux espèces de globules incolores : les uns présentant tous les caractères des leucocytes ordinaires, les autres un peu plus transparents, pourvus d'un noyau unique et assez volumineux, et dénués de la propriété d'émettre des prolongements sarcodiques. Parmi ces derniers, les uns était arrondis et sphériques, les autres nettement aplatis et elliptiques comme les globules rouges. Ces éléments particuliers dérivaient d'après Vulpian des leucocytes ordinaires et étaient des globules rouges en voie de formation.

Pouchet (2), à la suite de ses études sur le sang du triton, adopta la même manière de voir que Vulpian. D'après lui, il existe une forme de leucocyte type ou primaire, et qui est susceptible de se développer suivant deux directions différentes, pour devenir soit hématie soit leucocyte confirmé.

Renaut (3) est également partisan de la transformation des globules blancs en hématies, et il décrit, chez la lamproie, les stades de transition de cette métamorphose. Ses observations sur le sang d'un embryon de mouton le portent à admettre la même filiation chez les mammifères.

(1) Vulpian : De la régénération des globules rouges du sang chez la grenouille à la suite d'hémorrhagies considérables; Comptes rendus, 1885.

(2) Pouchet : Note sur l'évolution du sang des ovipares; Gaz. med. de Paris, 1879, n° 26.

(3) Renaut : Recherches sur les éléments cellulaires du sang; Archiv. de phys. norm. et pathol., t. VIII, 2me série, 1881.

En Allemagne, Obrastzow (1) se prononce dans le même sens et Rindfleisch (2) croit avoir trouvé dans la rate des oiseaux les formes de passage qu'il avait cherchées avec peu de succès chez le cochon d'Inde, le lapin, le porc et l'homme.

D'après Foa et Salvioli (3), il faudrait admettre une autre origine pour les cellules à hémoglobine; elles dériveraient des grandes cellules à noyau bourgeonnant de Bizzozero qui se résoudraient en amas de cellules plus petites. Ces dernières, en se chargeant de matière colorante, se transformeraient en cellules rouges.

Malgré ces divers travaux, la transformation des globules blancs en globules rouges était loin d'être établie d'une façon démonstrative et d'être à l'abri de toute objection. Neumann qui, comme nous l'avons vu, lui avait été favorable dans ses premiers écrits, devint plus réservé par la suite. Mais l'honneur d'avoir combattu le premier la transformation des éléments lympathiques en globules rouges revient à Bizzozero (4).

Cet auteur établit, en partie en collaboration avec Torre, que les hématoblastes de Neumann présentent chez les différents vertébrés, aussi bien pendant la période embryonnaire que pendant la période adulte, de nombreuses figures de division cinétique, qui deviennent plus abondantes après les hémorrhagies, c'est-à-dire quand l'élaboration du sang se trouve activée. Il en conclut que ces éléments se régénèrent par division, et non par transformation des globules blancs. D'après lui, cette métamorphose doit être rejetée comme inutile aussi longtemps qu'on ne pourra la fonder sur un fait d'observation. Bizzozero distingue ainsi deux étapes dans l'évolution des globules rouges : une première correspondant à l'hématoblaste de Neumann, et une seconde correspondant au globule rouge parfait, tel qu'on le rencontre dans la circulation; à chacune de ces étapes, l'hématie renferme de la matière colorante, mais beaucoup plus dans la seconde que dans la première.

En 1882, Malassez (5) chercha en vain à trouver le joint qui permettrait de passer sans secousses des leucocytes aux cellules de Neumann, et il conclut également à l'indépendance réciproque de ces deux sortes d'éléments.

(1) Obrastzow : C. f. d. med. Wiss , 1879.

(2) Rindfleisch : Ueber Knochenmark und Blutbildung; Arch. f. mikr. Anat., B. 17, 1880, p. 23.

(3) Foa et Salvioli : Sull'origine dei globuli rossi del sangue. Arch. p. l k med., t. IV, 1880.

(4) Bizzozero : C. f. d. med. Wiss., 1881. — Bizzozero et Torre : Virch. Arch., B. 95, 1884.

(5) Malassez : Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os; Arch. de phys. norm. et path., t. IX, 2me série, 1882.

L'année suivante, Löwit (1) chercha à apporter de nouvelles preuves à l'appui de cette thèse. Il rejette, à l'exemple de Bizzozero, la transformation des leucocytes en globules rouges, mais tandis que pour le savant italien le stade le plus jeune du globule rouge est constitué par une cellule qui renferme de l'hémoglobine, il faut, d'après Löwit, remonter plus haut, et chercher l'origine de ces éléments dans des cellules qui ne possèdent pas de matière colorante, et qui sont par conséquent incolores. A ce point de vue, elles présentent de l'analogie avec les leucocytes, mais elles s'en distinguent suffisamment sous d'autres rapports pour que la confusion soit impossible. Ces différences siégent dans le noyau : dans les leucocytes ce dernier est relativement plus petit, renferme la substance chromatique sous la forme d'un ou de plusieurs nucléoles et se divise par voie directe ou sténose; dans les futures cellules à hémoglobine il est relativement plus grand, la substance chromatique y est ordonnée suivant un réseau puissant, présentant des épaississements, et enfin il se divise par voie indirecte ou cinétique. Löwit donna aux premières le nom de leucoblastes, aux secondes le nom d'érythoblastes. D'après lui, il faut par conséquent distinguer trois étapes dans l'évolution du globule rouge, au lieu de deux qu'avait admises Bizzozero : une première, constituée par une cellule incolore, mais qui ne dérive pas des globules blancs; une seconde, pendant laquelle la cellule s'imprègne de matière colorante; enfin une troisième, où cette imprégnation est devenue complète.

Les conclusions de Bizzozero et de Löwit ne semblent pas avoir eu grand crédit. En 1883, Feuerstack (2) prétendit avoir trouvé, après les saignées, chez les diverses classes de vertébrés, tous les stades entre les globules blancs et les cellules de Neumann, et Aly et Eberth (3), en contrôlant sur la grenouille et le triton les derniers travaux de Bizzozero, ne purent trouver les raisons de ce dernier suffisantes pour rompre définitivement avec l'idée de la transformation des leucocytes en hématies. Comme le professeur italien, ils trouvèrent, à la suite d'hémorrhagies, de nombreuses figures de division dans les cellules à hémoglobine, et ils confessent qu'en présence de ce fait il est impossible de ne pas attribuer à la multiplication des hématoblastes une large part dans la régénération des globules rouges; cependant ils font remarquer que ce phénomène n'exclut pas nécessairement

(1) Löwit : Ueber die Bildung rother und weisser Blutkörperchen; Sitzb. d. k. Akad , B. 88, III Abth., 1883.

(2) Feuerstack : Die Entwickelung der rothen Blutkörperchen; Zeits. f. wiss. Zool., B. 38, 1883.

(3) Aly et Eberth : Ueber die Vermehrung der rothen Blutkörper; Fortschr. d. Med., B III, 1885.

la participation des globules blancs. Quant au travail de Löwit, ils l'ont reçu trop tard pour pouvoir le soumettre à une révision approfondie. Ils ne contestent pas la présence dans la moelle de deux sortes d'éléments incolores, seulement ils trouvent que les caractères établis par cet auteur sont insuffisants; malgré certaines différences dans l'aspect du noyau, ces éléments pourraient bien ne constituer qu'une seule espèce cellulaire.

Mais ce fut Flemming qui porta le coup le plus rude au travail de Löwit (1). Nous avons vu que, d'après ce dernier les leucoblastes ne présenteraient que la division directe, tandis que les érythroblastes se multiplieraient par cinèse. Or le savant de Kiel démontra l'existence d'innombrables figures cinétiques dans des organes considérés, on peut dire par tout le monde, comme étant généralement destinés à fournir uniquement des globules blancs : tels sont la rate, les ganglions lymphatiques, les follicules de l'intestin, en un mot le tissu adénoïde en général. Devant cette découverte, Löwit devait ou bien abandonner un des caractères de ses leucoblastes, ou bien admettre que toutes les figures cinétiques des organes lymphatiques appartenaient à des érythroblastes dont on avait méconnu jusqu'alors la véritable nature.

C'est cette dernière alternative qu'il défendit dans un nouveau travail(2). D'après lui, la rate, les ganglions lymphatiques, et les autres organes lymphoïdes produisent à l'état normal des globules rouges à l'instar de la moelle. Mais tandis que, dans le tissu médullaire, l'érythroblaste a le temps de s'imprégner de matière colorante, il abandonne dans les organes mentionnés plus haut son lieu de production avant de se charger d'hémoglobine, et parcourt toutes les phases de son évolution soit dans les vaisseaux lymphatiques, soit dans les vaisseaux sanguins. C'est pour ce motif qu'on ne l'y trouve pas à l'état de cellule jaune.

De plus, Löwit formula entre les leucoblastes et les érythroblastes de nouvelles distinctions, portant cette fois sur la nature de leur protoplasme : les premiers sont pourvus de mouvements amiboïdes et doués de la propriété d'englober des particules étrangères; les seconds sont dénués de ces deux facultés. Ces éléments se distinguent donc non seulement par leur noyau et leur mode de division, mais également par leur protoplasme.

(1) Flemming : Studien über Regeneration der Gewebe; Arch. f. mik. Anat., B. 24, 1885.

(2) Löwit : Ueber Neubildug und Zerfall weisser Blutkörperchen; Sitzber. der k. Akad. z. Wien, B. 92, III Abth., 1885.

Pour être complet, mentionnons qu'Osler (1) nie également toute relation de transformation entre les globules blancs et les globules rouges; tandis que Gibson (2), au contraire, admet cette transformation.

Comme nous le verrons plus loin, la distinction établie par Löwit, quoique formulée inexactement, existe en réalité pour les cellules de la moelle rouge. Aussi adopterons-nous dans la suite sa terminologie de leucoblastes et d'érythroblastes, qui nous paraît heureuse. Ce dernier terme a sur celui d'hématoblaste l'avantage de ne pas s'appliquer à des éléments très divers, et d'être plus restrictif; en outre, il convient seul au stade le moins différentié du globule rouge, le stade incolore, pour lequel on ne peut évidemment se servir des mots : cellule rouge, cellule à hémoglobine.

§ II. Structure de la moelle osseuse chez les oiseaux non saignés.

Pour faire nos observations, nous nous sommes servi surtout de pigeons. Chez cet animal, on trouve en abondance de la moelle rouge dans le fémur, le tibia, le radius, le cubitus. Les osselets des extrémités ne renferment que de la moelle adipeuse, du moins chez les individus adultes, et sont par conséquent sans intérêt au point de vue qui nous occupe. Les autres parties du squelette ne renferment que de l'air. Nous avons examiné également plusieurs autres espèces d'oiseaux, appartenant à diverses classes et de divers âges, et nous nous sommes assuré que la description que nous allons faire paraît convenir à tous les oiseaux. C'est pourquoi il sera surtout question dans la suite de la moelle du pigeon.

Comme méthode, nous avons eu souvent recours à un procédé spécial de coloration des globules rouges, qui nous a rendu les plus grands services. L'opération comprend les diverses manipulations suivantes :

1° Séjour de quelques heures des fragments de la moelle dans une solution à 1 % de sublimé corrosif, renfermant 6 ‰ de sel marin.

2° Lavage des fragments à l'eau, durcissement dans l'alcool et enrobage à la paraffine.

(1) Osler : On certain problems in the physiology of the bloodcorpuscules; Brit. med. Journ., n° 1322.

(2) Gibson : The blood forming organs and blood formation; Journ. of anat. and physiol., vol. XX. Tous deux cités d'après le Jahr. f. Anat. und Phys., B. XV, 1887.

3° Immersion, pendant quelques minutes, des coupes faites au microtome et débarassées de la paraffine dans une solution aqueuse faible de fuchsine acide.

4° Lavage à l'eau distillée, et immersion nouvelle de très courte durée dans une solution concentrée de vert de méthyle,

5° Lavage à l'eau, et examen dans la glycérine, ou mieux dans le baume du Canada.

A la suite de ces diverses manipulations, les globules rouges et les granulations éosinophiles des globules blancs sont colorés en rouge-rubis intense, et les noyaux des divers éléments en vert. On obtient ainsi une coloration double très nette, éminemment favorable pour saisir la disposition des cellules dans la moelle. Mais, pour la faire réussir régulièrement, il est nécessaire de se conformer aux prescriptions suivantes.

1° Si on laisse les fragments trop longtemps dans le sublimé, le vert de méthyle ne se fixe plus sur les noyaux et les coupes conservent une coloration d'un rouge foncé homogène, tout à fait impropre à l'examen. On se contentera donc de laisser séjourner la moelle dans la solution de bichlorure pendant quelques heures seulement ; en général deux à trois heures suffisent pour obtenir une bonne fixation.

Il est de plus avantageux d'ajouter du sel de cuisine dans la proportion indiquée, car nous avons remarqué que si l'on fait simplement usage de sublimé dissout dans l'eau distillée, beaucoup de globules rouges perdent leur hémoglobine, surtout vers le centre de la pièce, et dans ce cas ils ne se colorent plus, ou ne se colorent qu'incomplétement. Cet inconvénient est évité facilement par l'eau salée à la concentration physiologique.

Parmi les réactifs durcissants, celui qui nous a donné les meilleurs résultats est le sublimé; à la concentration indiquée, nous ne l'avons jamais vu rendre les pièces cassantes. La liqueur de Müller et l'acide chromique permettent également d'employer la double coloration, surtout quand on a soin de plonger quelques instants les coupes dans une solution de sublimé et de les laver à l'eau avant de les porter dans la fuchsine. L'alcool, à cause de son action dissolvante sur les globules rouges, ne peut être employé.

2° Pour colorer avec la fuchsine acide, on fera bien d'ajouter à un grand verre de montre rempli d'eau quelques gouttes d'une solution aquoso-alcoolique concentrée. On peut faciliter la coloration en chauffant légèrement.

3° A leur sortie de ce bain, les coupes sont colorées en rouge dans toutes leurs parties : noyaux, protoplasmes, globules rouges, tissu conjonctif, etc. La différentiation est opérée par le vert de méthyle, qui, dans la moelle, ne laisse de coloration en rouge que sur les globules rouges et les granulations éosinophiles. Nous conseillons d'opérer avec une solution aqueuse et saturée, que l'on étend au moment de s'en servir de son volume d'eau. La coupe y est transportée sur la pointe d'une aiguille; on ne l'y laisse que très peu de temps, en moyenne 5 à 10 secondes. Un séjour prolongé ne peut que nuire; il produit d'abord, et assez rapidement, la décoloration des granulations éosinophiles, et plus tard celle des globules rouges eux-mêmes.

Au lieu de fuchsine acide, on peut employer l'éosine. Il est probable que d'autres matières colorantes du même groupe donneraient également de bons résultats.

Ce procédé peut s'appliquer à tous les tissus, et il donne des colorations doubles d'une intensité et d'une richesse qui les rangent parmi les plus belles que l'on puisse obtenir. Quand les vaisseaux ont conservé leur contenu sanguin, le réseau vasculaire se détache aussi nettement sur les parties voisines qu'après les meilleures injections.

Nous avons essayé également les procédés à l'éosine de Wissowsky(1) et celui de Bayerl(2) au carmin d'indigo. Mais, de même que plusieurs auteurs, nous sommes arrivé par leur moyen à des résultats peu satisfaisants. Le second procédé surtout a souvent échoué entre nos mains. En tout cas, celui que nous venons de décrire mérite l'avantage, non seulement par sa fidélité, mais aussi par la puissance avec laquelle il différentie certains éléments.

Si l'on examine à un grossissement de 400 fois environ une coupe à travers une moelle rouge de pigeon, celle de l'extrémité supérieure du tibia par exemple, et colorée de la façon que nous venons d'indiquer, on reconnaît de suite dans la préparation deux espèces de massifs cellulaires, caractérisés par la prédominance de l'une ou de l'autre des deux matières colorantes employées. Les uns, à cause de leurs noyaux relativement grands et abondamment pourvus de nucléine sont franchement verts; les autres, plus

(1) Wissowsky : Arch. f. mik. Anat., 1876, B. XIII, p. 479.

(2) Bayerl : Arch. f. mik. Anat., 1885, B. XXIII, p. 36.

pauvres en nucléine, renferment une foule de granulations colorées vivement par la fuchsine et présentent pour ce motif une teinte d'un beau rouge, qui tranche vivement sur les parties vertes voisines. Nous appelerons provisoirement les premiers massifs, massifs verts, et les seconds, massifs rouges.

Les massifs verts présentent les formes les plus diverses : ils sont ronds, elliptiques, ou bien allongés sous la forme de cordons à bords plus ou moins parallèles ou bossués, droits ou courbes, simples, dichotomisés ou anastomosés; ils simulent un réseau de larges capillaires, bourrés de cellules et coupés dans les directions les plus variables. Quant aux massifs rouges, ils remplissent les intervalles libres, et semblent correspondre au tissu enveloppé par le réseau vasculaire auquel nous venons de comparer la disposition des massifs verts. La FIG. **2** représente cette ordonnance, les massifs verts *er* correspondent aux travées cellulaires à interstices remplis de noir; les massifs rouges, *lc*, aux amas cellulaires remplis de petites granulations. Nous reviendrons plus bas sur cette figure; il suffit pour le moment de remarquer l'arrangement des deux espèces de cellules.

A l'aide d'un plus fort grossissement, de l'occulaire 3 de ZEISS combiné avec son 1/18 de pouce à immersion dans l'huile, on constate que les deux massifs sont composés d'éléments fort différents, et correspondent, chacun de leur côté, à une des catégories de cellules décrites par LÖWIT dans la moelle : les érythroblastes et les leucoblastes. La FIG. **1** permet de juger de cette composition.

Parlons d'abord des massifs verts, *er*. On en distingue trois, dont un arrondi, et deux allongés.

Les noyaux des cellules qui les composent sont ronds et relativement volumineux. A leur intérieur ils présentent un puissant élément nucléinien avec de nombreux nœuds d'épaississement, mais pas de nucléoles plasmatiques. Leur protoplasme est homogène ou à peine granuleux, et ne renferme pas d'enclaves; leur membrane cellulaire est bien marquée. En plusieurs endroits, on distingue des figures caryocinétiques à divers stades, et témoignant de l'activité qui règne dans ce tissu.

Beaucoup de massifs verts sont exclusivement composés par les cellules que nous venons de décrire. D'autres, au contraire, et se sont des massifs de cette espèce qui sont représentés dans notre figure, renferment quelques éléments qui se distinguent après coloration des précédents par la teinte rouge de leur protoplasme. Ces éléments sont indiqués dans la figure en *glr*. A leur forme aplatie, à leur noyau et surtout à leur teinte jaune quand

on les examine sans coloration, on reconnaît immédiatement leur nature. Ce sont des globules rouges, généralement plus ou moins déformés par la pression qu'ils subissent de la part des éléments voisins.

Ils occupent ordinairement le centre des massifs. Lorsque ces derniers sont arrondis, on les trouve au milieu des cellules à protoplasme incolore et à grand noyau arrondi. Quand les massifs se présentent sous la forme de cordons, on les observe dans l'axe de ceux-ci, disposés les uns à la file des autres, sur une ou deux rangées, rarement plus, FIG. 1. Dans les cas où les cordons se dichotomisent ou s'anastosmosent en réseau, les traînées de globules rouges suivent souvent cette division, tout en restant à l'intérieur des massifs et en conservant leur position axiale. Enfin, dans certaines travées, au lieu de former des séries continues, ils sont espacés et comme perdus au milieu des cellules à grand noyau vert, tout en se maintenant de préférence au centre des travées.

Au point de vue de la présence des globules rouges, nous avons par conséquent à distinguer trois espèces de massifs verts : ceux qui en sont complétement dépourvus, ceux qui en renferment une trainée continue, et enfin ceux qui n'en possèdent que de rares exemplaires isolés. Il est bon de faire remarquer que le nombre des globules rouges est de beaucoup inférieur aux cellules à noyau filamenteux ou réticulé, de sorte qu'après coloration la teinte dominante reste celle du vert de méthyle.

Mentionnons un fait important, et sur lequel nous reviendrons plus loin : il n'existe entre les globules rouges et les cellules avoisinantes aucune limite de séparation; ces deux éléments sont juxtaposés ou entremêlés sans interposition de paroi ou de membrane d'aucune sorte, comme la FIG. 1 le démontre nettement.

Examinons à présent les massifs rouges, *lc*.

Nous y rencontrons des éléments d'une nature tout autre que ceux qui composent la grande masse des parties vertes. Le noyau des cellules est plus petit et, au lieu de se présenter exclusivement sous la forme arrondie, il affecte souvent une forme allongée, en boudin replié sur lui-même ou contourné en tour de spire. La nucléine y est beaucoup moins abondante; elle ne forme pas un réseau apparent, à mailles serrées, mais elle est amoncelée en un ou plusieurs nucléoles. Le protoplasme est rempli de granulations, ou plutôt de bâtonnets vus sous diverses incidences, et colorés vivement par la fuchsine. Ce sont ces bâtonnets qui donnent aux massifs leur teinte rouge, et qui relèguent au second plan la coloration verte des noyaux. Quant aux

limites cellulaires, elles sont beaucoup moins accusées que dans les massifs du premier genre, et se présentent sous la forme de lignes très fines. Çà et là on aperçoit une figure caryocinétique; il en existe une en *f*, en haut de la préparation; mais elles sont beaucoup plus rares que dans les cordons verts, comme on peut s'assurer par un examen comparatif de la figure. Pour compléter notre description des massifs à cellules granuleuses, disons qu'on y distingue des trous arrondis, souvent groupés plusieurs ensemble et qui semblent pratiqués comme à l'emporte-pièce, *cg*. Ce sont des cellules adipeuses, dont la graisse a été dissoute par l'enrobage, et qui n'ont conservé que leur noyau et leur protoplasme distendu sous la forme d'une membrane mince. Enfin nous trouvons ici, comme dans les massifs verts, des globules rouges, mais ils sont beaucoup plus rares; en outre ils sont toujours séparés des éléments voisins par une membrane à double contour et pourvue de nombreux noyaux. Ce sont par conséquent des globules rouges renfermés dans des vaisseaux. Dans la FIG. 1, on voit un de ces vaisseaux coupé en travers et renfermant une hématie.

Si nous portons à présent notre attention sur la limite de séparation de ces deux espèces de massifs, si différents par leurs caractères, nous constatons qu'elle est formée par une ligne mince pourvue en plusieurs endroits de noyaux aplatis, *e*. Au niveau de ces derniers, la ligne se dédouble souvent en deux lignes secondaires qui s'accolent chacune à une face du noyau, pour se réunir de nouveau du côté opposé; et dans les intervalles laissés libres, on voit un peu de protoplasme. Par leur forme et leur structure interne, ces noyaux se distinguent nettement de ceux des cellules voisines, avec lesquels il est impossible de les confondre. Par contre, ils rappellent exactement les noyaux des cellules endothéliales des vaisseaux, et ne peuvent avoir ici d'autre signification. Il existe donc, entre les massifs verts d'un côté, et les massifs rouges de l'autre, une véritable paroi vasculaire, composée d'une seule couche de cellules minces, et qui établit une barrière complète entre les cellules à noyau réticulé et les cellules granuleuses. Les injections de masses colorantes confirment complétement cette interprétation.

Pour pratiquer ces injections, nous avons eu recours à une masse gélatineuse au bleu de Prusse, qui est poussée dans les ailes par l'artère axillaire, facile à atteindre et suffisamment large pour admettre une fine canule.

Le premier fait qui se révèle à la suite de cette opération, c'est la difficulté d'obtenir une injection complète de la moelle, surtout de la moelle rouge. Notre seringue a une capacité de 5 centimètres cubes et il suffit d'une

seringue, tout au plus d'une seringue et demie de masse à injection pour faire bleuir une aile entière. Mais si l'on examine les résultats obtenus, on constate, il est vrai, une belle injection des muscles et de la peau, mais la moelle a conservé sa couleur normale. C'est tout au plus si, à son centre, elle est traversée par une fine ligne bleue, indiquant le trajet de l'artère nourricière de l'os, ou plus exactement de la moelle. On a beau répéter l'opération avec la même quantité de masse sur d'autres pigeons, on n'obtient pas de meilleurs résultats. Pour remplir le système vasculaire de la moelle, il est nécessaire d'injecter un grand nombre de seringues et d'exercer une certaine pression. Donnons un exemple : nous injectons trois seringues dans l'artère axillaire du côté gauche. Après la première seringue, l'aile a bleui intensément; mais, même après la troisième, le tissu médullaire est resté pour l'œil nu d'un rouge pur. A l'examen microscopique, fait après durcissement, on constate que les artères et quelques rares capillaires se sont seuls remplis de la masse bleue, la plus grande partie du réseau capillaire en est restée libre. A l'injection de huit seringues du côté droit, les résultats sont beaucoup plus satisfaisants, le réseau vasculaire est rempli dans sa plus grande étendue, mais on observe encore un bon nombre de capillaires dans lesquels la masse bleue n'a pas pénétré.

Nous avons répété ces injections un grand nombre de fois, et constamment avec les mêmes résultats. La difficulté d'obtenir une bonne injection médullaire ne peut donc être l'effet du hasard. Notre masse, du reste toujours préparée avec les plus minutieuses précautions, nous a donné régulièrement de bonnes injections des muscles et de la peau, même avec de petites quantités de matière. D'ailleurs, l'étude du réseau vasculaire de la moelle rend parfaitement compte des faits que nous venons de constater.

Ce réseau présente, en effet, une disposition qui n'est pas commune. L'artère nourricière des os longs, arrivée dans la cavité médullaire, se divise en deux branches qui gagnent chacune une extrémité de la diaphyse. Elles occupent sensiblement l'axe de la cavité, et fournissent sur leur trajet des branches plus petites, auxquelles succèdent un premier système capillaire que, par analogie avec d'autres réseaux de même sorte, nous appellerons capillaires artériels, FIG. 2*ca*(1). Ces capillaires offrent les caractères suivants : ils sont doués d'une membrane à double contour, et pourvus de nombreux noyaux allongés; ils sont très longs, rectilignes, se subdivisent peu et présentent une lumière tellement étroite que les globules rouges sont obligés

(1) La teinte noire répandue dans la figure représente la masse injectée.

de s'y engager les uns à la suite des autres. De plus, ils sont relativement rares et toujours plongés dans les massifs rouges. Nous avons déjà signalé une coupe transverse d'un de ces capillaires dans la FIG. 1,*ca*. Grâce à la masse bleue dont ils sont remplis, on les voit facilement s'aboucher, sous un angle variable, mais qui se rapproche assez généralement d'un angle droit, dans un second réseau, que nous appellerons réseau veineux ou générateur du sang. D'ordinaire ce passage s'établit brusquement, comme le représente notre figure; quelquefois aussi il a lieu par l'intermédiaire d'une partie dilatée en entonnoir.

Ce second réseau est constitué par l'ensemble de nos massifs verts; autant le premier est peu développé, autant celui-ci se fait remarquer par le nombre et la largeur des vaisseaux qui le composent. Tandis que dans les capillaires artériels la masse injectée a chassé devant elle tout le contenu sanguin, dans les capillaires veineux elle a seulement entraîné les globules rouges et a laissé en place les cellules à grand noyau réticulé, comme on peut le voir par la FIG. 2. Elle n'a pas moins pénétré de tous côtés entre les cellules, et s'est étendue jusqu'à la ligne pourvue de noyaux, que nous avons considérée plus haut comme la coupe d'une paroi vasculaire, mais sans la dépasser et sans pénétrer dans les massifs rouges. Il existe donc entre les deux massifs une paroi absolument fermée et sans ouvertures, comme celle qui constitue les capillaires en général.

En examinant attentivement la façon dont la masse d'injection s'est répartie dans les massifs verts ou capillaires veineux, nous voyons qu'à certaines places elle forme des coulées d'une certaine continuité, FIG. 2,*a*. Celles-ci correspondent par leur place aux traînées de globules rouges, qui occupent souvent, comme nous l'avons vu, l'axe des massifs verts, mais qui ont été balayées ici par la masse injectée. Ailleurs elle n'offre plus cette continuité, mais elle s'est épanchée dans les interstices qui séparent les cellules, de façon à les envelopper d'un lacis serré. Comme ces dernières sont restées en place, il faut admettre qu'elles ne sont pas libres et mobiles, mais qu'elles forment une masse cohérente, un véritable tissu, dans lequel il existe des interstices, formant un réseau de canalicules étroits, perméables à la masse d'injection et pendant la vie au sérum sanguin.

Dans certains capillaires, ceux dont l'axe est occupé par une traînée de globules rouges, nous avons par conséquent deux espèces de circulations : une centrale, à laquelle participent tous les éléments du sang, et une périphérique, exclusivement séreuse. Dans les capillaires complétement obstrués la nutrition est assurée uniquement par cette dernière.

On nous objectera peut-être que la pénétration de la masse bleue entre les cellules jusqu'à l'endothélium vasculaire, est le résultat, non d'une disposition naturelle, mais de la violence de l'injection. Mais cette interprétation n'est pas soutenable. En effet, dans les moelles offrant à peine quelques capillaires dans lesquels le bleu de Prusse s'est engagé, on observe une diffusion intercellulaire aussi abondante et aussi étendue que dans les moelles dont le système vasculaire est injecté en totalité. De plus, la pénétration de la masse jusque contre l'endothélium n'est pas un fait isolé ou rare, mais elle est générale et s'observe dans tous les capillaires où le bleu de Prusse s'est insinué.

En poursuivant l'étude du système vasculaire de la moelle, nous remarquons que les capillaires veineux s'abouchent dans des troncs beaucoup plus considérables, et qui se dirigent, en devenant de plus en plus larges, vers la veine centrale qui accompagne l'artère nourricière. Au fur et à mesure que le calibre de ces troncs devient plus large, la couche de cellules immobiles devient plus mince, si bien que dans la veine centrale elle a complétement disparu. La masse bleue, par suite, devient de plus en plus abondante et remplit presque toute la lumière.

Autant l'artère nourricière est étroite, autant la veine qui l'accompagne est volumineuse; de sorte que, dans des moelles comme celles du fémur ou du tibia, par exemple, l'artère se présente comme une ligne fine, et la veine comme une bande large d'un millimètre et plus. Cette dernière est un véritable puits, creusé dans toute la longeur de la moelle, pour la draîner en recevant tous les éléments nouveaux dont s'est chargé le courant sanguin dans sa marche à travers le réseau capillaire veineux. La FIG. 6 est destinée à faire saisir ce rapport.

Outre la différence de calibre, il existe encore un autre contraste entre les deux vaisseaux. L'artère a des parois épaisses, musculeuses et élastiques; la veine, comme les troncs plus petits qu'elle reçoit de tous côtés, est constituée simplement par une seule rangée de cellules endothéliales, sans aucune couche de soutien, comme on peut le voir par la FIG. 5, où sont représentés à gauche l'artère principale de la moelle du tibia, et à droite un segment de la veine qui l'accompagnait. Celle-ci était trop volumineuse pour être figurée en entier. En *ce*, on voit les noyaux des cellules endothéliales et, immédiatement en dessous, une couche mince formée de cellules granuleuses, *lb*, et de cellules adipeuses, *cg*, qui la sépare de l'artère. La veine principale présente par conséquent la même structure que les capillaires veineux;

au point de vue de l'organisation, elle est même inférieure aux capillaires artériels qui, comme nous l'avons vu, ont une paroi épaisse et à double contour.

La difficulté avec laquelle la masse d'injection pénètre dans la moelle et la disposition singulière de son réseau vasculaire sont deux preuves de la lenteur extraordinaire avec laquelle la circulation doit se faire dans ce milieu. Le contenu de la veine principale en fournit une troisième preuve.

Dans le système artériel des oiseaux, les globules rouges appartiennent presque tous au type adulte : ils sont elliptiques, aplatis, fortement colorés en jaune, et renferment un noyau en bâtonnet, pauvre en caryoplasme. Ce sont des globules pareils que l'on rencontre aussi dans l'artère nourricière de l'os, FIG. 5. La composition du contenu de la veine correspondante est bien différente. Les globules adultes, c'est-à-dire ceux qui sont dessinés avec un double système de stries, y sont peu nombreux. La grande majorité est constituée par les cellules à noyau filamenteux, que nous avons rencontrées dans les capillaires veineux, et par des éléments qui servent de transition. Ce sang s'éloigne par conséquent beaucoup dans sa composition de celui du système artériel général et du système veineux extra-osseux; il ne peut se maintenir tel que grâce à la lenteur de la circulation.

En présence des obstacles qui se dressent ainsi devant le cours du sang dans la moelle, nous nous sommes demandé s'il n'existait pas entre les artères et les veines des communications directes, permettant au trop plein artériel de s'écouler directement dans le système veineux, et analogues à celles que HOYER (1) a décrites dans la dernière phalange des doigts chez l'homme, dans l'oreille chez l'homme et le lapin, et que GEBERG (2) a signalées dans la capsule des reins.

Le meilleur procédé pour démontrer l'existence de communications semblables est bien celui qui a été employé d'abord par HOYER : nous voulons dire l'injection dans les artères de masses trop grossières pour pouvoir traverser le système capillaire. S'il existe des anastomoses entre les artères et les veines, on voit la masse refluer par ces dernières; dans le cas contraire, les veines ne se remplissent pas. Nous n'avons pas employé ce procédé, mais nous avons recherché ces anastomoses avec soin dans nos préparations injectées au bleu de Prusse soluble, sans pouvoir les trouver.

(1) HOYER : Ueber unmittelbare Einmündung kleinster Arterien in Gefässäste venösen Charakters; Archiv f. mik. Anat., B. XIII, 1876.

(2) GEBERG : Ueber directe Anastomosen zwischen Arterien und Venen in der Nierenkapsel; Intern. Monatschr. f. Anat. und Hist., B. II.

Nous pensons qu'elles n'existent pas, tout en avouant que nos recherches sur ce point ne permettent pas de trancher la question d'une façon péremptoire. On ne doit pas non plus perdre de vue qu'il existe de nombreuses anastomoses entre le réseau capillaire de la moelle et celui des canalicules de Havers, et que le sang qui circule dans les parties périphériques, loin de la veine centrale, peut retourner au cœur par les vaisseaux du périoste.

En résumé, la moelle est composée de vaisseaux et d'un tissu intervasculaire. Celui-ci est constitué par les massifs rouges, formés eux-mêmes de cellules éosinophiles et de cellules adipeuses. Quant au système vasculaire, il présente une disposition particulière. Les artères donnent naissance à un premier réseau capillaire qui ne laisse passer que peu de sang, et à ce réseau en succède un autre, très large et dans lequel la circulation se fait avec une grande lenteur. Ce dernier est occupé, pour la plus grande partie, par des cellules à noyau réticulé, qui par leur cohérence forment des cordons solides. Ceux-ci sont ou bien massifs, et dans ce cas la circulation y est purement séreuse; ou bien ils présentent une sorte de lumière, sans paroi propre, dans laquelle se fait une circulation de tous les éléments du sang.

§ III. Genèse des globules rouges et des leucocytes éosinophiles; érythroblastes et leucoblastes.

Après avoir examiné la disposition des différents éléments du tissu médullaire, il nous reste à les étudier avec quelques détails.

Dans l'aperçu historique, nous avons vu qu'il faut admettre, d'après Bizzozero, deux espèces principales de cellules : les leucocytes, qui sont incolores, et les globules rouges jeunes, qui présentent une coloration plus ou moins accentuée. D'après Löwit, au contraire, il faut comprendre dans la deuxième catégorie de Bizzozero un certain nombre d'éléments incolores, représentant des globules rouges au stade le moins différentié.

La structure de la moelle, telle que nous venons de la décrire, donne parfaitement raison à ces deux auteurs sur leur thèse fondamentale, à savoir la distinction des globules blancs et des globules rouges. Elle nous apprend que ces éléments occupent des départements bien distincts et isolés par une barrière continue : la paroi des capillaires générateurs du sang. Elle nous montre également que c'est Löwit qui a raison contre Bizzozero, quand il prétend que le terme le plus jeune de la série hémoglobique n'est pas représenté par une cellule colorée en jaune, mais par un élément aussi

incolore que les globules blancs. Devant ce fait, sa terminologie d'érythroblastes et de leucoblastes n'est pas seulement heureuse, mais elle s'impose. Bien plus, les érythroblastes incolores sont beaucoup plus nombreux que les colorés, comme on peut s'assurer facilement par l'inspection des coupes qui n'ont pas été soumises à des colorations.

Dans les préparations traitées au vert de méthyle et à la fuchsine, on trouve cette dernière matière colorante uniquement dans les érythroblastes qui renferment de l'hémoglobine, et la coloration obtenue est d'autant plus intense que la teinte jaune naturelle de ces éléments est plus accusée.

Entre la teinte rouge à peine sensible des érythroblastes qui commencent à s'imprégner d'hémoglobine, et la teinte saturée des globules rouges parfaits, on rencontre par conséquent toutes les nuances intermédiaires. Il faut de plus remarquer que ces stades de transition ne sont pas éparpillés au hasard parmi les formes tout à fait embryonnaires, mais qu'ils sont localisés à des endroits déterminés. Dans les capillaires complétement obstrués, ils se trouvent dans l'axe des cordons cellulaires; dans ceux qui possèdent une lumière, ils appartiennent à la couche qui entre en contact avec les globules sanguins en circulation.

Cette disposition se voit dans la FIG. 1. Les hématies adultes, *glr*, y sont représentées, comme nous l'avons déjà vu, par des éléments dont le protoplasme est strié suivant deux directions. Les éléments à protoplasme à peine ponctué, et ce sont les plus nombreux, sont les érythroblastes incolores *ér*; la troisième sorte, *ér'*, constituée également par des éléments ponctués, mais à ponctuations serrées, correspond aux érythroblastes plus ou moins riches en hémoglobine. Outre leur coloration jaune, ils se rapprochent des globules rouges parfaits par leur forme elliptique et aplatie, leur noyau plus allongé et leur membrane plus épaisse. Remarquons encore que ces éléments en voie de formation montrent rarement des figures de division.

Nous n'avons rien remarqué dans les cellules endothéliales des capillaires veineux, qui permette d'admettre leur prolifération et leur participation à la formation des érythroblastes.

Nous pouvons donc distinguer dans la couche des érythroblastes, deux assises. Une première, profonde, reposant sur l'endothélium vasculaire et comprenant les éléments les moins différentiés; une seconde, superficielle, directement en rapport avec le sang et caractérisée par des éléments à hémoglobine. Nous comparerions volontiers cet arrangement à celui que l'on observe, par exemple, dans l'épiderme de la peau, où l'on trouve également

deux couches distinctes : une couche profonde, la couche muqueuse, qui est constamment en voie d'accroissement par division de ses cellules, et une couche superficielle, différentiée, qui se régénère continuellement aux dépens de la couche sous-jacente.

La pénétration dans le torrent circulatoire des globules rouges jeunes est ainsi bien simple; il suffit qu'ils se détachent soit par un effet de leur maturité, soit sous le choc du cours sanguin, pour qu'ils se mêlent aux globules anciens. Il serait faux pourtant de croire que les érythroblastes ne quittent les capillaires générateurs du sang qu'à un état de différentiation parfaite. Beaucoup sont entraînés au contraire à l'état embryonnaire, c'est-à-dire avant même qu'ils ne se soient chargés d'hémoglobine; la composition du sang de la veine centrale de la moelle le démontre à toute évidence, FIG. 5. Ce sang est constitué, outre les globules rouges, par des érythroblastes à tous les stades de leur évolution. En *d*, un de ces éléments renferme une figure cinétique; ce qui prouve non seulement qu'ils continuent leur transformation dans le courant sanguin, mais aussi qu'ils peuvent s'y multiplier. Il convient d'ajouter néanmoins que ces cinèses sont rares.

Nous avons déjà signalé plus haut les principaux caractères des leucoblastes. Nous avons vu à ce propos qu'ils présentent également des figures de division cinétique, mais que ces figures sont beaucoup moins abondantes que dans les capillaires veineux. Malgré toutes nos recherches nous n'avons pu constater dans ces éléments, à l'état normal, aucun signe de dégénérescence ou de désagrégation. Nous devons donc admettre qu'un certain nombre d'entre eux quittent leur lieu de formation pour passer dans le sang et y jouer le rôle de globules blancs. Ce passage ne peut évidemment se faire qu'au moyen de mouvements amiboïdes et par diapédèse. Dans les capillaires veineux, on rencontre assez fréquemment des globules blancs dont les granulations se colorent en rouge par les matières colorantes acides, la fuchsine par exemple, et qui par conséquent appartiennent à la catégorie appelée par EHRLICH (1) globules blancs éosinophiles. Lorsque nous étions encore à la recherche du procédé de coloration décrit au commencement de ce travail, nous avons obtenu une fois, dans toutes les coupes d'un même fragment de la moelle, une fixation de la fuchsine uniquement sur les granulations des leucoblastes, à l'exclusion des globules rouges. Dans ces préparations, on remarquait aisement, grâce à leur coloration, les leucocytes

(1) EHRLICH : Verhandl. d. physiol. Gesellsch. z. Berlin, nº 20, 1878-79.

éosinophiles dans les capillaires veineux. Ils étaient relativement en grand nombre. Depuis lors nous n'avons plus réussi à produire cette coloration isolée. Pour autant que nous puissions juger de leur abondance, chez les divers individus, leur nombre oscille dans des limites assez marquées, de sorte qu'ils paraissent arriver dans le sang par poussées.

Dans le but de constater s'il y avait, chez les pigeons, formation de leucocytes éosinophiles ailleurs que dans la moelle osseuse, nous avons examiné la rate et d'autres tissus adénoïdes; mais nous n'y avons rencontré que peu de ces éléments; on pouvait les considérer comme apportés par le torrent sanguin. Il s'en suit que leur formation est limitée à la moelle et qu'on doit les considérer comme n'ayant pas plus de rapport de filiation avec les autres globules blancs qu'ils n'en ont eux-mêmes avec les érythroblastes. Ehrlich avait déjà démontré que les leucocytes se divisent au point de vue de leurs affinités pour les matières colorantes en plusieurs groupes bien caractérisés. Chez le pigeon, les leucocytes éosinophiles se distinguent des autres globules blancs non seulement par leurs réaction chimiques, mais aussi par leur lieu de provenance. Il y a donc lieu de distinguer dans le sang au moins deux catégories de leucocytes, qui malgré certaines apparences et une vie commune, sont aussi étrangères l'une à l'autre que le sont dans la moelle les érythroblastes et les leucoblastes.

Nous devons faire encore une remarque à propos des granulations éosinophiles. La plupart ne se présentent pas sous la forme de granules, mais sous celles de bâtonnets minces, à bords parallèles, et présentant la plus grande ressemblance avec des baciles. On les voit souvent réunis en faisceaux. Le nombre de granulations qui affectent cette forme doit être beaucoup plus considérable qu'on ne serait tenté de l'admettre à simple vue, et il nous paraît probable que la plupart, si non toutes celles qui se présentent sous la forme de points, ne sont que des bâtonnets vus suivant leur axe. Il ne nous semble pas inutile de rapprocher ces enclaves cristallines des corps que Blochmann(1) a décrits chez les arthropodes, et qui présentent tant de ressemblance avec des baciles. Leur nature chimique n'est pourtant pas la même, car ceux découverts par cet auteur se rapprochent plutôt des granulations basiques puisqu'ils se colorent par les matières colorantes basiques, tandis que les nôtres fixent les couleurs acides.

Ehrlich avait déjà remarqué que les granulations affectent quelquefois la forme de cristaux.

(1) Blochmann : Ueber das Vorkommen bacterienähnlicher Körperchen in den Geweben und Eiern von Insecten; Tagb. der 60en Vers. d. Nat., 1887.

Avant de clore ce paragraphe, nous devons faire quelques remarques sur les caractères qui, d'après Löwit, séparent les érythroblastes des leucoblastes. Ils portent à la fois sur le noyau et sur le protoplasme; les voici réunis en tableau.

Érythroblastes.	*Leucoblastes*
1° Noyau relativement grand.	Noyau relativement plus petit.
2° Élément nucléinien puissant formé en apparence de fils entrecroisés.	Élément nucléinien formant un ou plusieurs gros nucléoles.
3° Protoplasme homogène, coloré ou non en jaune.	Protoplasme le plus souvent manifestement granulé; granulations quelquefois très fines.
4° Division cinétique.	Division par sténose.
5° Jamais de mouvements amiboïdes.	Mouvements amiboïdes.
6° N'englobent pas les corps étrangers.	Englobent les corps étrangers, tels que les particules colorantes, etc.

Nous devons rejeter le 2me, le 4me et le 5me point de ce tableau; le 2me comme étant trop absolu, et le 4me et le 5me comme étant inexacts.

Il est vrai que, généralement dans le noyau des leucoblastes, la nucléine est accumulée en petites masses, et n'est pas arrangée en réseau; mais on observe aussi par-ci, par-là un noyau où elle se présente sous la forme filamenteuse, fig. 8,*i*. Ce fait ne doit pas étonner, puisque ces cellules subissent la division cinétique, et qu'avant la constitution de la forme pelotonnée, il est nécessaire que l'élément nucléinien perde son aspect morcelé. Vers la fin de la division et avant le retour complet à l'état statique, on aura également des noyaux réticulés. A part cette restriction, la remarque de Löwit est juste, et l'état nucléolé constitue le véritable état statique des leucoblastes.

Cet auteur attache une grande importance au mode de division qui serait différent dans les deux catégories de cellules. Cette distinction est absolument erronée, car la localisation spéciale, dans la moelle des oiseaux, des érythroblastes et des leucoblastes ne permet pas de douter un instant que les figures cinétiques, que nous avons signalées dans les massifs rouges, appartiennent réellement aux éléments lymphatiques. La présence de

granulations éosinophiles dans ces cellules en division confirme cette première donnée. Pour expliquer autrement ces cinèses, Löwit doit soutenir qu'elles appartiennent à des érythroblastes situés en dehors des vaisseaux, mais alors il doit laisser tomber complétement sa distinction entre les deux espèces d'éléments.

D'après ce savant, les érythroblastes ne jouiraient pas de la propriété d'émettre des pseudopodes, et ce caractère serait commun à toutes les classes des vertébrés. Nous sommes arrivés à des résultats contraires; les érythroblastes du lapin nous ont montré sur la platine chauffante des mouvements amiboïdes très nets, et quelquefois tellement actifs qu'ils entrainaient le déplacement de la cellule. Nous avons essayé une fois de reproduire ce phénomène avec les érythroblastes du pigeon, mais sans succès. Les leucoblastes du reste ne présentaient pas non plus de mouvements. Nous n'avons pas répété l'expérience; il suffit d'avoir constaté que les globules rouges embryonnaires présentent cette faculté dans une seule classe, pour qu'il ne soit plus permis de considérer son absence comme un de leurs caractères distinctifs. Nous devons ajouter cependant que leur contractilité paraît notablement inférieure à celle des cellules lymphatiques.

Les érythroblastes, jouissant de la propriété d'émettre des pseudopodes, pourraient aussi englober des particules étrangères, et, dans ce cas, il faudrait également laisser tomber le point 6 du tableau précédent.

Si Löwit s'est mépris sur plusieurs caractères des érythroblastes et des leucoblastes, il en a laissé à l'écart quelques autres qui ne nous paraissent pas sans importance.

1° Dans les érythroblastes, le noyau est rond ou à peu près, et il occupe davantage le centre de la cellule. Chez les leucoblastes, il est souvent allongé, replié sur lui-même, ou en forme de bissac et situé fréquemment à un pôle de la cellule.

2° La nucléine est beaucoup plus abondante dans les érythroblastes que dans les leucoblastes.

3° Le protoplasme des premiers ne renferme jamais d'enclaves, celui des seconds présente généralement, si non toujours, des enclaves cristallines qui absorbent les matières colorantes acides.

4° La membrane des érythroblastes est plus marquée que celle des leucoblastes, à tel point que ce seul caractère suffirait pour reconnaître la nature des massifs verts ou rouges.

5° Les érythroblastes se rencontrent uniquement à l'intérieur des vaisseaux; les leucoblastes exclusivement en dehors. Ce caractère nous paraît fournir la preuve décisive que les globules rouges ne dérivent pas des globules blancs; car si les termes extrêmes de la différentiation ne peuvent être confondus entre eux, il n'en est plus de même des formes embryonnaires : à preuve les résultats qu'ont donné les travaux qui s'appuyaient uniquement sur l'examen fait après dissociation et le peu de faveur qu'ont rencontré les doctrines de Bizzozero et de Löwit.

Nous réunissons l'ensemble de ces caractères dans le tableau suivant :

Érythroblastes.	*Leucoblastes.*
NOYAU.	
Rond.	Rond, en bissac ou en boudin.
Situé au centre.	Situé souvent à la périphérie.
Relativement grand.	Relativement plus petit.
Riche en nucléine.	Moins pourvu de nucléine.
Filament nucléinien puissant, assez régulier et formant apparemment un réseau serré.	Filament raréfié avec épaississements sous forme de nucléoles.
PROTOPLASME.	
Homogène ou à peine granulé.	Granulé.
Incolore ou coloré en jaune.	Toujours incolore.
Pas d'enclaves.	Enclaves colorables par la fuchsine acide.
MEMBRANE.	
Forte.	A peine marquée.
PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES.	
Contractilité moins marquée, du moins chez le lapin.	Contractilité bien marquée.
LIEU DE FORMATION.	
Dans les vaisseaux.	Hors des vaisseaux.
DIVISION.	
Cinétique dans les deux cas.	

Les érythroblastes et les leucoblastes sont par conséquent des éléments nettement distincts.

La description que nous avons faite jusqu'ici de la moelle convient à celle qui est connue sous le nom de moelle rouge. Il nous reste à dire quelques mots de la moelle adipeuse et de celle qui établit la transition entre les deux.

Moelle adipeuse. Sa structure est des plus simples; elle est composée de cellules adipeuses et de vaisseaux. Nous choisirons comme exemple la moelle de l'extrémité inférieure du tibia. Les cellules adipeuses, FIG. **4**,*cg*, sont à plusieurs loges de grandeur très variable. On voit leurs noyaux en *n*. Les capillaires ne présentent aucun caractère particulier, la distinction en réseau artériel et réseau veineux fait complétement défaut. On voit en *ca*, un capillaire coupé longitudinalement et bifurqué vers le bas, et un autre en *ca'* coupé transversalement; en *ce* sont les noyaux des cellules endothéliales. Les vaisseaux de la moelle adipeuse ne renferment pas d'érythroblastes, mais seulement des globules rouges adultes. Les leucoblastes font également défaut. Cette moelle est par conséquent dénuée de toute propriété hématopoiétique. Nous avons vu plus haut déjà qu'elle s'injecte avec une facilité relative.

Moelle mixte. Nous comprenons sous ce nom la moelle qui établit la transition entre la moelle adipeuse pure et la moelle rouge. La FIG. **3** en donne un exemple. En *lc*, on voit des groupes de leucoblastes, et en *ca*, la section de quatre capillaires; dans chacun d'eux on reconnaît des éléments qui ont tous les caractères d'érythroblastes à divers degrés de développement, *ér* et *ér'*, et aussi quelques globules rouges adultes, *glr*. Ces vaisseaux sont donc le siège d'une formation d'hématies, mais beaucoup moins importante que celle qui se passe dans la moelle rouge.

Il est à remarquer que les parties de la moelle dépourvues de groupes leucoblastiques ne renferment dans leurs vaisseaux que des globules rouges adultes, et vice versà; en outre, on peut formuler comme loi générale que l'importance du développement des deux espèces de cellules marche de pair, de sorte que dans les régions où la rénovation des globules rouges est peu intense, les massifs lymphatiques sont clair-semés et peu étendus, tandis que dans les parties où les capillaires générateurs sont larges, les accumulations de leucoblastes sont considérables. Les FIG. **1**, **3** et **4** peuvent servir de démonstration à ces deux faits. Il est possible que ces rapports sont dus à une espèce de symbiose, par laquelle les érythroblastes et les leucoblastes réagissent les uns sur les autres dans un sens favorable à leur développement.

§ IV. Modifications de la moelle et genèse des globules rouges chez les pigeons saignés.

L'idée d'examiner la moelle après des saignées et d'étudier les modifications qui s'y produisent, se présente naturellement à l'esprit, d'autant plus que Bizzozero a signalé dans ce cas, au moyen de la dissociation, une augmentation marquée des figures cinétiques.

Nous avons choisi pour opérer les soustractions sanguines les veines sous-cutanées des ailes, très faciles à aborder puisqu'elles font une saillie bleue sous la peau, et assez volumineuses pour livrer issue à des quantités suffisantes de sang. Dans quelques cas, nous nous sommes contenté d'une seule saignée, mais dans la plupart nous en avons pratiqué plusieurs, généralement à deux jours d'intervalle, et comportant chacune en moyenne 6 à 8 grammes de sang, quantité correspondante au quart de la masse totale. Le maximum de saignées exécutées sur le même animal fut de 12. Pendant la période des soustractions sanguines, nous nous sommes assuré par des pesées régulièrement suivies de l'état de la nutrition de nos animaux. Pendant les premiers jours, on observe en général une diminution légère de poids, inexplicable par la quantité de sang perdue, mais qui malgré les hémorrhagies nouvelles ne se maintient pas; le poids se relève bientôt à son son chiffre primitif, et quelquefois il monte plus haut encore.

Korn (1) est le premier qui a étudié les modifications macroscopiques qui se passent dans la moelle des oiseaux après les saignées. Elles sont identiques, d'après lui, à celles que l'on observe chez les mammifères : la moelle adipeuse se transforme peu à peu en moelle rouge; les parties déjà rouges antérieurement se colorent davantage, et deviennent de plus en plus diffluentes; enfin des os qui normalement ne renferment que de l'air se remplissent de moelle rouge. Nous nous attendions, sur la foi de ces expériences, à trouver les mêmes changements. Aussi notre étonnement fut grand quand, à l'ouverture de nos premiers pigeons saignés, nous constatâmes la couleur pâle du tissu médullaire; à certaines places, de rouge qu'il était à l'état normal, ce tissu était devenu d'un gris presque pur. Nous avons cru un moment qu'à la suite de certaines influences inconnues la formation du sang, loin d'être devenue plus active, avait langui; mais l'examen microscopique nous démontra que nous étions dans l'erreur, en

(1) Korn : Op. cit.

même temps qu'il nous révéla la cause de la décoloration. La moelle hématopoiétique doit surtout sa teinte rouge aux hématies qu'elle renferme, les leucoblastes et la plupart des érythroblastes étant complétement incolores. Or, après les saignées, les érythroblastes deviennent le siège d'une multiplication plus active, qui a pour résultat d'obstruer davantage les passages étroits laissés libres à la circulation du sang. Il en résulte une prédominance encore plus considérable des éléments incolores ou peu colorés sur les globules rouges, et par suite une décoloration du tissu.

Nous avons représenté dans la FIG. **9**, PL. II, une coupe à travers la moelle du tibia d'un pigeon saigné 6 fois. En comparant cette figure avec la FIG. **1** de la PL. I, représentant la section d'une région correspondante chez un pigeon non saigné, on se rend facilement compte des modifications qui se sont produites. Les capillaires veineux sont absolument obstrués par les érythroblastes, et ne renferment plus de globules rouges adultes; par contre, on y observe un nombre considérable de divisions cinétiques à tous les stades, signe certain de la suractivité qui règne à leur intérieur. Les cinèses dans les groupes leucoblastiques sont également plus nombreuses. Dans la FIG. **9** on en compte deux, tandis que dans la FIG. **1** il n'y en a qu'une. Remarquons encore que les cellules adipeuses sont devenues plus petites, de sorte que les éléments propres à la moelle occupent un espace plus considérable. Dans certains cas, nous avons vu la graisse disparaître complétement, et les cellules adipeuses se transformer en petites cellules triangulaires, sans cavité intérieure; mais jamais nous n'avons surpris dans leur noyau des signes de division. Nous croyons par conséquent que ces éléments ne donnent pas naissance à des leucoblastes et qu'ils restent dans leur rôle de cellules de soutien, même quand la rénovation du sang devient pressante. Nous pouvons dire la même chose des endothéliums des capillaires. Nous n'y avons rien remarqué qui pût faire croire qu'ils contribuaient par leur multiplication à augmenter le nombre des érythroblastes.

Nous devons pourtant avouer que l'augmentation des figures cinétiques n'est pas toujours aussi considérable que dans la FIG. **9**, même en tenant compte du nombre des saignées. Il est probable qu'elles apparaissent par poussées, comme FLEMMING l'a reconnu pour d'autres tissus, et qu'à certains moments elles sont plus nombreuses qu'à d'autres. Quoi qu'il en soit, les variations dans la quantité des cinèses ne tiennent pas à un retard dans la fixation des pièces. PFITZNER(1) a attiré, et avec raison, l'attention des

(1) PFITZNER : Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns; Virch. Archiv., B. 103, 1886.

micrographes sur l'utilité de procéder avec toute la célérité possible au durcissement des pièces dans lesquelles on désire déterminer le nombre de noyaux en cinèses. Il en donne pour raison que l'évolution des figures pourrait se continuer malgré l'arrêt de la circulation, et alors l'observateur serait exposé à évaluer trop bas le chiffre des cinèses, ou même à ne pas en trouver du tout. Cette crainte est d'autant plus fondée que les diverses étapes de la division s'accomplissent en un temps assez court. Dans le but de rechercher si un retard dans la fixation pourrait avoir quelque influence sur le chiffre des divisions, nous avons fixé des fragments, pris sur un même animal, les uns immédiatement après la section du cou, les autres avec des retards variant de 1 à 24 heures; nous n'avons pu constater une diminution dans le nombre des figures cinétiques. Nous avons répété ces essais plusieurs fois avec les mêmes résultats. Chez les pigeons, les cinèses sont par conséquent immédiatement enrayées par l'arrêt de la circulation, et les motifs des écarts entre les chiffres obtenus doivent être cherchés ailleurs.

D'après les travaux de Korn, la moelle adipeuse subirait une transformation en moelle rouge, mais nous n'avons pu constater ce phénomène, pas plus que celui de la surcoloration des parties qui offraient déjà la teinte rouge. La substitution d'une moelle hématopoiétique à une moelle graisseuse nous semble beaucoup plus lente à se faire qu'on se plait souvent à le croire, et nécessiter des anémies beaucoup plus prolongées que celles que l'on peut produire, du moins chez le pigeon. Nous essayerons plus bas d'expliquer les résultats différents obtenus par cet auteur.

En résumé, la rénovation du sang se manifeste, dans la moelle des pigeons anémiques, par une augmentation des cinèses dans les leucoblastes et surtout dans les érythroblastes. Ces derniers produisent une obstruction plus considérable des capillaires veineux, de sorte que ceux qui restent perméables à la circulation des éléments figurés du sang deviennent plus rares. Par le fait même, la moelle pâlit. On observe en même temps, dans les parties rouges, une résorption plus ou moins complète de la graisse dont la place est prise par les éléments hématopoiétiques. Au milieu du mouvement intense de division dont la moelle est le siège, les cellules endothéliales et les cellules de soutien semblent se comporter d'une façon toute passive.

Nous avons vu plus haut qu'à l'état normal nombre d'érythroblastes achèvent leur évolution dans les troncs veineux de la moelle, fig. 5, mais que dans le sang des autres vaisseaux du corps on ne rencontre que de rares

globules rouges, qui n'ont pas tous les caractères d'une différentiation complète, à tel point qu'il faut souvent parcourir plusieurs préparations avant d'en découvrir un qui soit un peu plus arrondi, un peu moins coloré, et qui ait un noyau plus large que les globules adultes. Il en est toute autrement chez les pigeons saignés. Dès le lendemain, on peut déjà constater des altérations qui deviennent de plus en plus profondes au fur et à mesure que les pertes sanguines deviennent plus nombreuses. Elles consistent surtout dans l'apparition d'une foule d'érythroblastes aux derniers stades de leur développement, c'est-à-dire ayant déjà une forme aplatie et elliptique, mais se distinguant des globules rouges parfaits par leur diamètre plus court, leur réfringence moindre et leur coloration pâle. Quelques-uns sont même complétement dépourvus d'hémoglobine.

La FIG. **11** représente du sang d'un pigeon qui n'a pas été saigné. Les globules y ont tous la même réfringence, la même coloration et la même forme de noyau. C'est à peine si les uns sont un peu plus longs que les autres, mais ces légères différences restent dans les limites physiologiques. On voit, en *glb*, un leucocyte éosinophile.

La FIG. **10** reproduit le sang d'un pigeon saigné 12 fois. On remarque de suite une grande différence entre les diverses hématies. C'est à peine si les deux tiers présentent les caractères de leurs congénères de la FIG. **11**, encore se font-elles remarquer par une régularité moins grande de la taille. Les autres sont moins allongées, moins réfringentes et moins imprégnées d'hémoglobine; parmi elles, plusieurs étaient complétement incolores. Leur noyau n'a pas encore la forme d'un bâtonnet pauvre en caryoplasme et renfermant un élément nucléinien à anses serrées les unes contre les autres; mais il est étalé et rappelle le noyau des érythroblastes les plus jeunes. On remarquera aussi dans la FIG. **10**, trois globules blancs dont deux éosinophiles.

Comme cette figure le démontre, le sang, chez les pigeons saignés, est envahi par une foule de globules rouges imparfaitement différentiés. Il n'est pas douteux que c'est cet envahissement qui a induit FEUERSTACK en erreur quand il prétend qu'on trouve entre les globules rouges et les leucocytes tous les stades de transition, et que par conséquent les premiers dérivent des seconds. Cette affirmation est contraire aux faits observés, car, même dans un sang profondément modifié par les hémorrhagies, il reste entre ces deux éléments un abîme infranchissable.

§ V. Structure de la moelle chez les oiseaux présentant un vice de nutrition.

Nous réunissons dans cette catégorie un certain nombre d'animaux de diverses espèces, qui présentaient à leur mort, ou au moment où ils furent sacrifiés, un amaigrissement plus ou moins avancé. Les uns avaient été placés à dessein dans les conditions hygiéniques les plus détestables : nourriture insuffisante, cage étroite et obscure, absence de soins de propreté, etc.; les autres avaient succombé à des affections diverses : hémorrhagies abondantes, péritonite, maladies contagieuses, etc. Toutes ces bêtes présentaient des altérations de la moelle qui ne sont pas sans intérêt au point de vue de sa structure.

A l'œil nu, la moelle offrait deux modifications importantes, à savoir : une rougeur plus vive, s'étendant aux parties qui normalement sont graisseuses aussi bien qu'à celles qui sont hématopoiétiques, et une transparence particulière. Ce dernier caractère est d'autant plus accusé que l'amaigrissement est plus profond. Lorsque la transparence a atteint sa dernière limite, on peut, en tenant la moelle à contre-jour, distinguer dans toute son épaisseur un réseau de lignes rouges, fines et serrées, qui aboutissent au centre à des lignes plus larges. C'est le réseau vasculaire, rempli de sang et qui donne à la moelle sa coloration rouge. Les parties interposées sont incolores.

Si l'on examine au microscope une de ces moelles altérées, mais qui n'est pas encore arrivée au degré extrême de transparence, on obtient des images semblables à celles de la FIG. **13**. Dans les capillaires les érythroblastes ont presque totalement disparu et sont réduits à quelques rares exemplaires, *ér*. Les globules rouges, très nombreux, ont tous les caractères du stade adulte; ils sont colorés en rouge intense par la fuchsine. Le capillaire du centre renferme de plus deux cellules éosinophiles. En haut et à droite, on voit un capillaire artériel, *ca*, reconnaissable à son petit calibre et à sa paroi épaisse.

Si nous portons à présent notre attention sur les parties interposées aux vaisseaux, nous constatons une diminution considérable des leucoblastes. En haut et à droite seulement, ils sont encore réunis en groupes. Mais même, à cet endroit, ils ne sont plus serrés les uns contre les autres, comme dans les FIG. **1** et **9**; ils sont séparés par une substance à peine

granuleuse, qu'on rencontre en grande abondance dans la figure, et qui englobe ailleurs des leucoblastes isolés. Un grand nombre de ces derniers sont devenus très petits, *lcd*; ils possèdent un corps protoplasmatique réduit, dans lequel les granulations éosinophiles font complétement défaut; leur noyau par contre se colore en vert foncé et paraît homogène. Nous croyons qu'ils représentent des leucoblastes en voie de régression; l'absence de granulations pourrait faire supposer que ce sont des érythroblastes sortis des vaisseaux; mais il nous semble que cette expulsion ne pourrait s'effectuer sans déchirure de la paroi vasculaire, et alors nous ne comprenons pas pourquoi ces éléments seraient uniformément disséminés, et pourquoi on ne rencontrerait pas également des globules rouges en dehors des vaisseaux.

La FIG. **12** provient d'un pigeon qui avait subi plusieurs saignées dont il ne s'était pas relevé, et qui a été trouvé mort dans sa cage. Au point de vue des altérations, sa moelle nous semble occuper une place intermédiaire entre la moelle normale et celle que nous venons de décrire. Le contenu des capillaires veineux est constitué pour la plus grande part de globules adultes, mais les érythroblastes y sont plus abondants que dans la FIG. **13**. Dans le capillaire de gauche, on en voit une couche continue, se présentant comme un épithélium; il en existe également en deux autres endroits, *ér*. En *ér'*, on voit des éléments de transition. Quant aux leucoblastes, ils sont mieux représentés que dans la FIG. **13**. La substance à peine granuleuse, dont nous avons parlé plus haut, commençait cependant déjà à se montrer par places. Elle est surtout visible quand les cellules lymphatiques sont tombées hors de la coupe; on la voit alors sous la forme d'un réseau, *r*, rappelant assez bien celui du tissu adénoïde. On trouve, en outre, dans quelques leucoblastes des noyaux petits, homogènes et colorés en vert intense, *n*. D'autres noyaux sont fragmentés en deux ou plusieurs morceaux et rappellent ceux du pus. Un de ces noyaux est représenté en *lcd*, et doit être considéré, d'après nous, comme appartenant à un leucoblaste en régression avancée. Nous n'avons pas rencontré ces noyaux dans la moelle normale. Aussi croyons-nous que, chez les oiseaux dont la nutrition est insuffisante, le tissu médullaire s'appauvrit en leucoblastes, non seulement par le passage de ces éléments dans la circulation, mais aussi par leur dégénérescence sur place. On remarquera également que, dans les FIG. **12** et **13**, les figures cinétiques font totalement défaut : nouvelle preuve du ralentissement nutritif qui survient dans ces circonstances.

Examinons à présent la moelle d'un animal qui a succombé après un amaigrissement poussé à ses limites extrêmes, et choisissons une région qui, à l'état normal, présente la structure de la moelle rouge. Le tissu à l'œil nu est d'une transparence complète; sa consistance est celle du tissu muqueux. Au microscope, FIG. **14**, on constate que les érythroblastes et les leucoblastes ont disparu. Les capillaires, revenus sur eux-mêmes, ne renferment que des globules adultes. En fait d'autres éléments cellulaires, on ne trouve plus que l'endothélium des vaisseaux et les cellules étoilées. Dans les préparations au sublimé, ces derniers éléments offrent tous les caractères que nous avons figurés dans la FIG. **13**; dans les préparations durcies à l'acide osmique, ils laissent voir des prolongements nombreux qui se subdivisent en devenant plus fins, et s'anastomosent souvent avec ceux des cellules voisines. On y constate aussi que la substance intercellulaire est parfaitement homogène, transparente et dépourvue de tout mélange de fibres élastiques et conjonctivales; à frais, elle offre les mêmes caractères, et l'acide acétique y produit des stries et des précipitations amorphes. D'après tous ces caractères, ce tissu est donc du tissu muqueux.

En poursuivant pas à pas ces transformations, on reconnaît qu'à certains stades les cellules étoilées renferment des boules de graisse, et l'on peut avec la plus grande facilité se convaincre qu'elles ne sont autres que les cellules adipeuses de soutien, tendues entre les leucoblastes, et que nous avons déjà rencontrées plus haut.

On constate encore cette existence de la graisse dans la FIG. **15**, également obtenue après fixation par l'acide osmique; elle y occupait des cavités laissées en blanc sur le dessin. Cette coupe provient non d'une région qui normalement est formée par de la moelle rouge, comme c'est le cas pour la FIG. **14**, mais d'un endroit où, chez les pigeons sains, la moelle est purement adipeuse, c'est-à-dire de l'extrémité inférieure du tibia. Elle forme par conséquent le pendant de la FIG. **4**, qui reproduit une coupe pratiquée au même niveau, mais chez un individu en bon état de nutrition. La différence d'origine explique peut-être pourquoi dans la FIG. **14** les cellules sont étoilées, tandis qu'elles sont rondes dans la FIG. **15**. On remarquera dans cette dernière figure que presque tous les noyaux sont logés dans la partie de la cellule avoisinant les capillaires; et que les cellules elles-mêmes, dans leur mouvement de rétraction, se massent contre ces vaisseaux. La substance intercellulaire homogène y donne également les réactions de la mucine.

Il faut par conséquent admettre que les vides qui se forment par la résorption de la graisse sont comblés par de la mucine, et que la moelle adipeuse pure, de même que la moelle rouge, se transforme en tissu muqueux. Mais tandis que cette dernière fournit un tissu muqueux à corpuscules étoilés, la moelle graisseuse donne naissance à un tissu muqueux à corpuscules ronds, probablement parce que les cellules adipeuses qui entrent dans sa composition sont indépendantes les unes des autres, et non reliées entre elles comme celles de la moelle rouge. Le fait de posséder des corpuscules étoilés ne constitue donc pas un caractère constant du tissu muqueux; de même qu'il y a lieu de distinguer des cartilages à corpuscules ronds et des cartilages à corpuscules étoilés, de même il faut admettre ces deux variétés de cellules pour le tissu muqueux.

En résumé, les changements qui surviennent dans la moelle rouge et dans la moelle graisseuse chez les oiseaux dont la nutrition est profondément troublée, se résument dans la résorption de la graisse et dans la disparition des éléments actifs et spécifiques : les érythroblastes et les leucoblastes. Quand la régression a atteint son maximum, on ne trouve plus, en lieu et place de la moelle ordinaire, que du tissu muqueux.

Nous l'avons vu plus haut, Korn avait observé que les saignées rendaient la moelle des pigeons plus rouge; nous avons au contraire trouvé qu'elle devenait alors plus pâle, et l'examen microscopique nous a montré que cette décoloration était due à une plus grande activité dans la multiplication des érythroblastes, ainsi qu'à la diminution des globules rouges adultes. Il existe à ce point de vue une divergence radicale entre les faits constatés par Korn et les nôtres. Nous n'avons trouvé la moelle plus rouge que chez les animaux amaigris, et cet état n'est pas dû à un redoublement de l'activité hématopoiétique; au contraire, il indique un affaiblissement de cette fonction. Nous nous demandons si les pigeons de Korn ne se trouvaient pas dans un mauvais état de nutrition, et si ce n'est pas ainsi qu'il faut expliquer les résultats auxquels il est arrivé. C'est la seule explication que nous puissions fournir des faits qu'il a annoncés.

§ VI. Quelques remarques sur la structure de la moelle chez les oiseaux.

La moelle des oiseaux est constituée par des érythroblastes, des leucoblastes, des vaisseaux et des cellules de soutien.

Après ce que nous venons de dire, il est inutile de nous arrêter d'avantage sur les trois premiers éléments; les cellules de soutien seules méritent encore un instant notre attention.

Dans les Traités d'histologie, le tissu médullaire est assez généralement représenté comme constitué par du tissu adénoïde ou réticulé, dans lequel on distingue des cellules conjonctivales, des fibres du tissu conjonctif et des cellules arrondies comblant les mailles formées par les deux premiers éléments.

Suivant cette conception, il faudrait rencontrer le long des cellules de soutien aplaties ou étoilées de la moelle des fibres de tissu conjonctif. Mais cette structure ne se remarque certainement pas dans la moelle des oiseaux; les fibres y font défaut, et la charpente y est constituée uniquement par des cellules étoilées, qui servent en même temps de lieu de dépôt pour les corps gras. Cette structure est plus ou moins masquée, à l'état normal, par les éléments spécifiques du tissu médullaire, mais elle devient tout à fait évidente quand l'animal commence à maigrir. Au fur et à mesure que les leucoblastes deviennent plus rares, on voit les cellules étoilées se dégager, et une substance homogène apparaître dans les vides; mais, à aucun stade de cette transformation, pas plus que dans la moelle normale, on ne peut constater l'existence de fibres du tissu conjonctif.

Les cellules à noyau bourgeonnant qu'on trouve chez les mammifères font défaut chez les oiseaux; à ce point de vue, nos observations confirment celles de Bizzozero.

De plus, on n'y trouve pas non plus les cellules renfermant du pigment sanguin et noircissant par le sulfure d'ammonium, comme chez les mammifères. En revanche, nous avons fréquemment rencontré dans nos coupes des espèces de follicules lymphatiques, semblables pour la grandeur et la forme aux follicules de la rate et de l'intestin. Les granulations éosinophiles y manquaient; les capillaires y étaient étroits et dépourvus d'érythroblastes.

Enfin nous nous n'avons jamais pu constater la présence de vaisseaux lymphatiques, même dans les moelles muqueuses où, cependant, ils auraient été si faciles à découvrir. Ces vaisseaux n'existent pas.

CONCLUSIONS.

I. Il faut distinguer dans la moelle osseuse des oiseaux, outre les vaisseaux et les cellules de soutien, deux catégories de cellules, les érythroblastes qui donnent naissance aux globules rouges, et les leucoblastes qui fournissent les globules blancs éosinophiles.

II. Les érythroblastes possèdent à l'état statique un noyau arrondi, relativement grand, renfermant un réseau nucléinien puissant, mais pas de nucléoles. Leur protoplasme est homogène, incolore chez les plus jeunes, imprégné d'hémoglobine chez ceux qui sont différentiés davantage. Leur membrane cellulaire est bien marquée.

Les leucoblastes ont souvent un noyau en bissac ou en boudin, relativement moins volumineux, souvent logé à un pôle de la cellule, et renfermant plusieurs nucléoles nucléiniens, dans le sens de J. B. Carnoy. Leur protoplasme est granuleux, incolore et rempli d'enclaves cristallines, colorables par la fuchsine acide.

Les érythroblastes et les leucoblastes se divisent tous les deux par voie cinétique, et jouissent de la propriété d'émettre des mouvements amiboïdes. La contractilité est pourtant moins développée chez les premiers que chez les seconds.

III. Les deux éléments occupent dans la moelle une position toute différente. Les premiers se rencontrent exclusivement à l'intérieur des vaisseaux, les seconds à l'extérieur. Mieux que tout autre fait, cette localisation prouve qu'ils constituent deux catégories cellulaires bien tranchées, et que les globules rouges ne dérivent pas des globules blancs.

IV. Le réseau vasculaire présente une disposition spéciale. Entre les artères qui sont relativement rares et étroites, et les veines qui sont bien développées, se trouve intercalé un double réseau capillaire, un réseau artériel et un réseau veineux. Les capillaires artériels sont rares, longs, étroits et possèdent une membrane à double contour. Ils s'ouvrent dans les capillaires veineux qui sont nombreux et larges, et possèdent une paroi à contour simple, formée d'une couche unique de cellules endothéliales.

V. Cette disposition a pour conséquence un ralentissement considérable de la circulation du sang dans le réseau capillaire veineux; c'est elle

également qui rend la moelle difficile à injecter, et qui fait que le sang de la veine principale se distingue du sang de l'artère par la présence d'un grand nombre d'érythroblastes ou de globules rouges embryonnaires.

VI. Le réseau capillaire veineux mérite le nom de réseau générateur des globules rouges, car c'est dans son intérieur, et non dans le réseau capillaire artériel, que l'on observe les érythroblastes.

VII. Ceux-ci y forment une masse cohérente, remplissant tout le calibre des capillaires, ou bien laissant à son centre une lumière étroite, dans laquelle peuvent circuler les éléments du sang. Entre les érythroblastes, il existe des interstices étroits, communiquant entre eux et où circule exclusivement le sérum. En outre, ils sont disposés de telle sorte, que les plus jeunes sont en contact avec la paroi des capillaires; tandis que les plus différentiés se rencontrent vers le centre, et sont en rapport direct avec les élément figurés du sang. Aucune paroi ne les sépare de ces derniers et, une fois détachés, ils se mêlent directement au sang.

XIII. Les globules blancs qui se forment en dehors des vaisseaux, aux dépens des leucoblastes, ne peuvent arriver dans le sang que par diapédèse. Ils vont constituer les leucocytes éosinophiles qui, chez les pigeons, paraissent se former uniquement dans la moelle. Ils diffèrent par conséquent de leurs congénères, non seulement par leur affinité pour les matières colorantes acides, mais aussi par leur lieu de production.

IX. Chez les pigeons saignés, on constate une augmentation des figures cinétiques parmi les leucoblastes, mais surtout parmi les érythroblastes. Ceux-ci obstruent davantage encore le système capillaire veineux, de sorte qu'à l'œil nu le tissu médullaire est plus pâle. Il s'opère en même temps une résorption plus ou moins forte de la graisse contenue dans les cellules adipeuses.

X. On n'observe chez les pigeons normaux, ni chez les pigeons anémiques aucun phénomène indiquant soit une participation des cellules endothéliales à la formation des érythroblastes, soit une participation des cellules de soutien à celle des leucoblastes.

XI. Dans le sang des pigeons saignés on rencontre beaucoup de formes embryonnaires de globules rouges; c'est ce qui a fait admettre, mais bien à tort, que les globules blancs se transforment en globules rouges.

XII. Lorsque la nutrition des oiseaux est en souffrance, il y a un ralentissement et, finalement, un arrêt complet dans la multiplication des érythroblastes et des leucoblastes. La transformation des érythroblastes en globules adultes continuant à s'opérer, il arrive un moment où l'on n'en trouve plus de jeunes; il n'existe plus alors dans les capillaires que des hématies adultes. Les leucoblastes disparaissent également et, comme certains d'entre eux présentent des signes de régression, il faut admettre qu'ils diminuent non seulement parce qu'ils entrent dans la circulation, mais aussi parce qu'ils dégénèrent sur place. Les leucoblastes sont remplacés par une substance présentant les caractères physiques et chimiques de la mucine. Quand ces transformations ont atteint leur dernier terme, la moelle est réduite à du tissu muqueux dont les corpuscules étoilés ou ronds représentent les cellules à graisse de la moelle normale.

XIII. Ni à l'état normal, ni à aucun stade de la régression muqueuse, on n'observe de fibrilles du tissu conjonctif servant de soutien aux éléments spécifiques. La charpente est constituée uniquement par les cellules graisseuses.

Nous nous réservons d'appliquer les résultats fournis par les oiseaux sur la génèse du sang à l'étude du même phénomène chez les autres vertébrés. Nous publierons sous peu les conclusions auxquelles nous sommes arrivé.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures ont été faites à la chambre claire et, à l'exception des FIG. **2** et **6**, les grossissements ont été obtenus au moyen de l'ocul. 3 et du 1/18 de pouce à immersion de ZEISS.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Coupe à travers l'extrémité supérieure de la moelle du tibia d'un pigeon normal, renfermant deux capillaires coupés longitudinalement et un capillaire coupé transversalement. *ér*, érythroblastes sans hémoglobine; *ér'*, érythroblastes pourvus d'hémoglobine; *glr*, globules rouges adultes; *e*, noyaux des capillaires veineux ou générateurs des globules rouges; *ca*, capillaire artériel, reconnaissable à son calibre étroit et à sa paroi à double contour; *lc*, leucoblastes; *f*, couronne équatoriale dans un leucoblaste; *cg*, cellules graisseuses; *n*, noyau des cellules graisseuses.

FIG. **2**. Coupe à travers une moelle rouge de pigeon, injectée au bleu de Prusse soluble. La masse d'injection est représentée par la teinte noire; grossissement 3 × D de ZEISS. *cv*, réseau des capillaires veineux ou générateurs des globules rouges, la masse d'injection forme en *a* des coulées homogènes, ailleurs elle a fusé entre les érythroblastes, *ér*; *ca*, capillaires artériels. Celui de droite est en rapport avec une petite artère, celui de gauche présente trois branches divergentes qui s'abouchent brusquement dans le réseau capillaire veineux; *lc*, leucoblastes; *cg*, cellules graisseuses.

FIG. **3**. Coupe à travers une moelle mixte de pigeon. *ca*, capillaires; *ce*, noyaux des cellules endothéliales; *ér*, érythroblastes sans hémoglobine; *ér'*, érythroblastes avec hémoglobine; *glr*, globules rouges adultes; *lc*, leucoblastes en petits groupes; *cg*, cellules graisseuses; *n*, leur noyau.

FIG. **4**. Moelle adipeuse pure de l'extrémité inférieure du tibia chez le pigeon. *ca* et *ca'*, deux capillaires remplis de globules rouges adultes; *ce*, noyaux des cellules endothéliales; *cg*, cellules graisseuses; *n*, leur noyau.

FIG. **5**. Artère nourricière et veine concomitante en coupe longitudinale de la moelle du tibia du pigeon. L'artère seule est représentée en totalité; les deux vaisseaux sont séparés par une mince couche de tissu médullaire. *an*, artère nourricière avec des globules rouges qui sont tous adultes; *fm*, sa couche de fibres musculaires; *fc*, fibres conjonctivales; *vc*, veine concomitante, avec des globules rouges à divers stades de développement; *ér*, globules sans hémoglobine; *ér'*, globules à hémoglobine; *glr*, globules rouges adultes; *d*, érythroblaste avec deux couronnes polaires; *ce*, noyaux des cellules endothéliales de la veine; *lc*, leucoblastes; *cg*, cellules graisseuses.

FIG. **6**. Coupe longitudinale à travers une moelle rouge injectée, et servant à montrer les rapports entre les artères, les veines et les deux réseaux capillaires. Grossissement de 5 fois. *an*, artère nourricière; *vc*, veine concomitante; *pv*, petits troncs veineux; *ca*, capillaires artériels. Les parties striées représentent les capillaires veineux.

FIG. **7**. Série d'érythroblastes, depuis le stade le plus embryonnaire, I, jusqu'au stade de globule rouge parfait, II.

FIG. **8**. Exemples de leucoblastes. En *i*, un noyau avec un filament en réseau; en *j* et *k*, deux figures de division.

PLANCHE II.

FIG. **9**. Coupe à travers l'extrémité supérieure de la moelle du tibia d'un pigeon saigné 6 fois. On y voit 3 sections de capillaires générateurs du sang et de nombreuses figures cinétiques. *ce*, cellules endothéliales; *ér*, érythroblastes; *lc*, leucoblastes; *cg*, cellules graisseuses.

FIG. **10**. Sang de pigeon saigné 12 fois, recueilli dans l'eau salée à 6 o/oo. *ér'*, érythroblastes; *glr*, globules rouges adultes; *glb*, globules blancs.

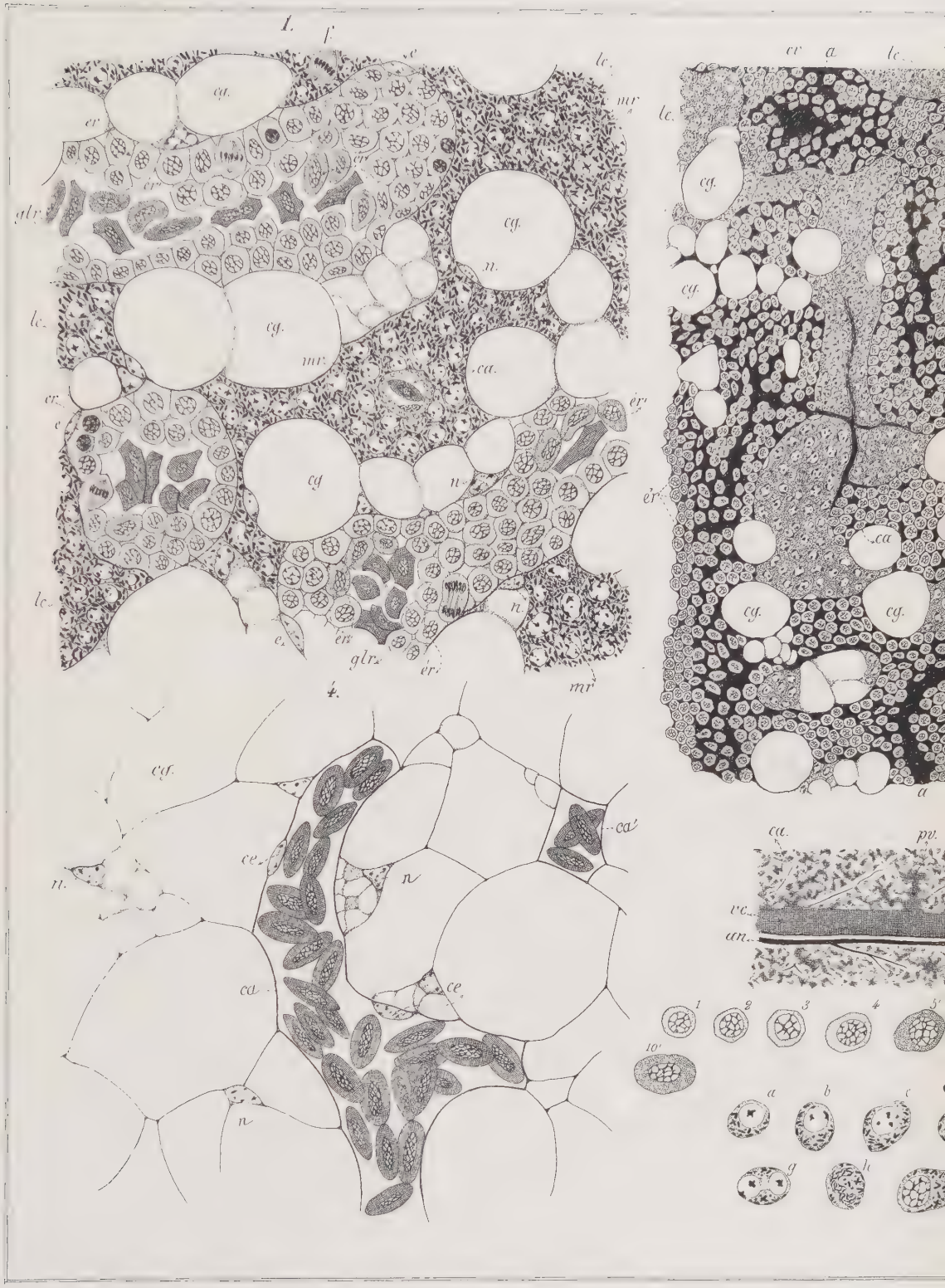
FIG. **11**. Sang de pigeon normal, recueilli dans l'eau salée à 6 o/oo. *glb*, globules blancs.

FIG. **12**. Coupe à travers l'extrémité supérieure de la moelle du tibia d'un pigeon trouvé mort après 3 saignées. Réseau capillaire en forme de H; les érythroblastes sont devenus rares. *ce*, cellules endothéliales; *ér*, érythroblastes sans hémoglobine; *ér'*, érythroblastes à hémoglobine; *glr*, globules rouges; *lc*, leucoblastes; *n*, leucoblastes avec noyau homogène; *lcd*, leucoblaste avec noyau fragmenté; *r*, réticulum de substance muqueuse.

FIG. **13**. Coupe à travers l'extrémité supérieure de la moelle du tibia d'un pigeon mort à un état d'amaigrissement avancé. La coupe renferme plusieurs capillaires générateurs des globules rouges, les érythroblastes sont devenus très rares. *ca*, capillaire artériel avec sa paroi à double contour, deux noyaux de cellules endothéliales et une hématie; *cv*, capillaires veineux ou générateurs des globules rouges; *ce*, noyau des cellules endothéliales; *ér*, érythroblastes; *lc*, leucoblastes; *lcd*, leucoblastes dégénérés; *cm*, corpuscules du tissu muqueux.

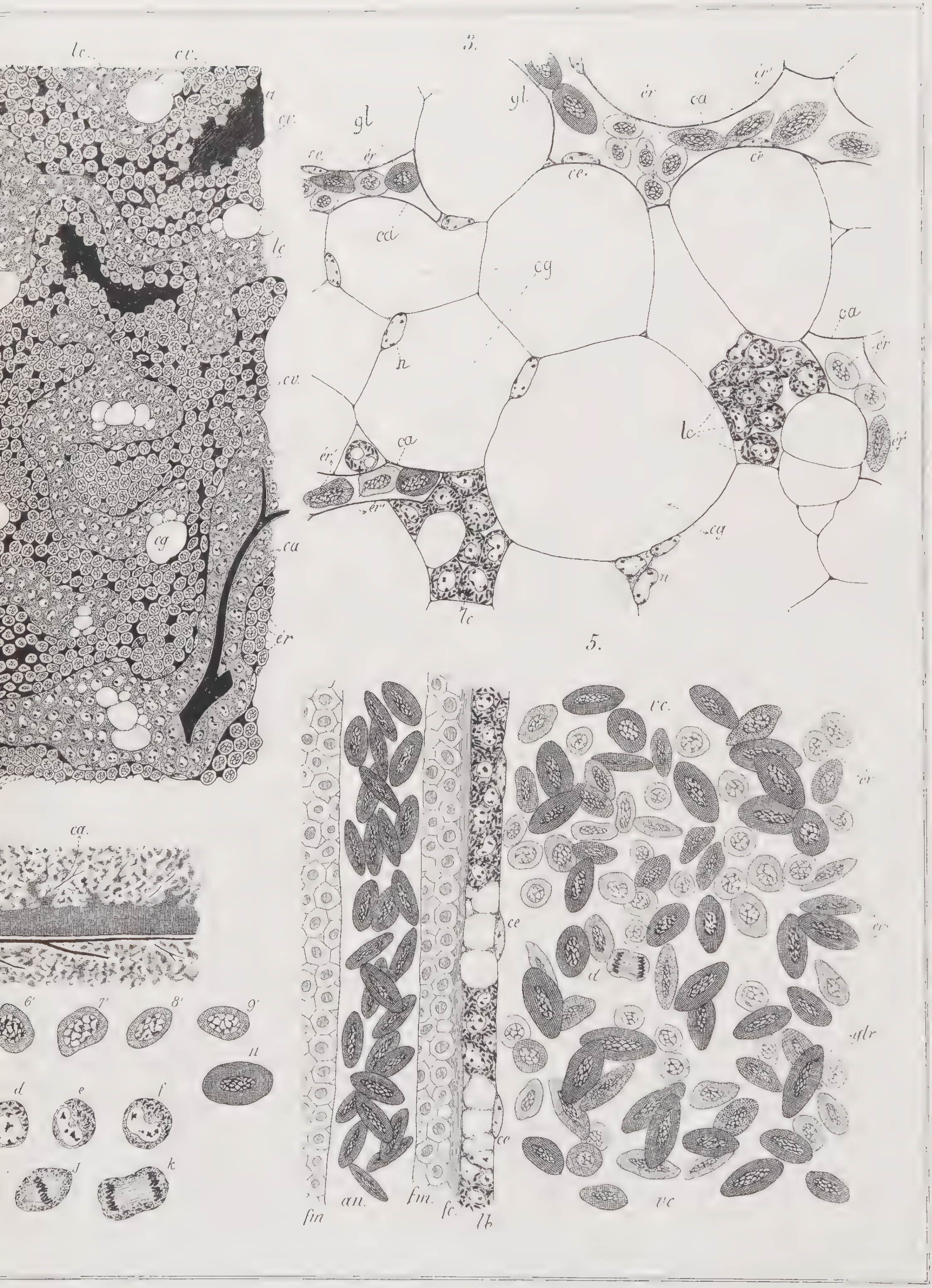
FIG. **14**. Coupe à travers l'extrémité supérieure de la moelle du tibia d'un pigeon mort à un état d'amaigrissement extrême. Les érythroblastes et les leucoblastes ont complétement disparu. Outre les vaisseaux et les globules rouges adultes, on n'y voit que du tissu muqueux composé de corpuscules étoilés et d'une substance fondamentale homogène.

FIG. **15**. Coupe à travers l'extrémité inférieure de la moelle du tibia d'un pigeon présentant un amaigrissement extrême. Les corpuscules muqueux sont arrondis et circonscrivent des cavités où se trouvait de la graisse.



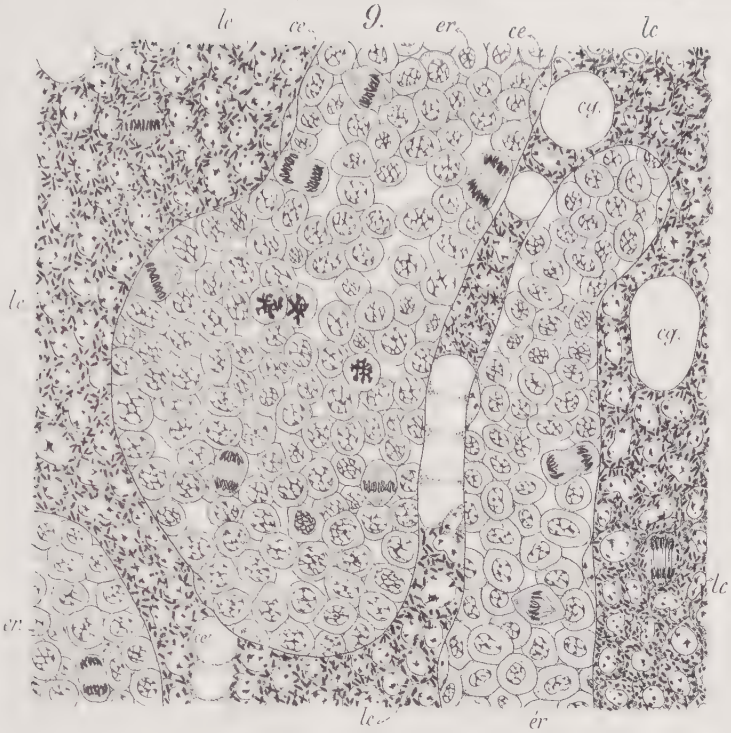
Joseph Denys, ad. nat. del.

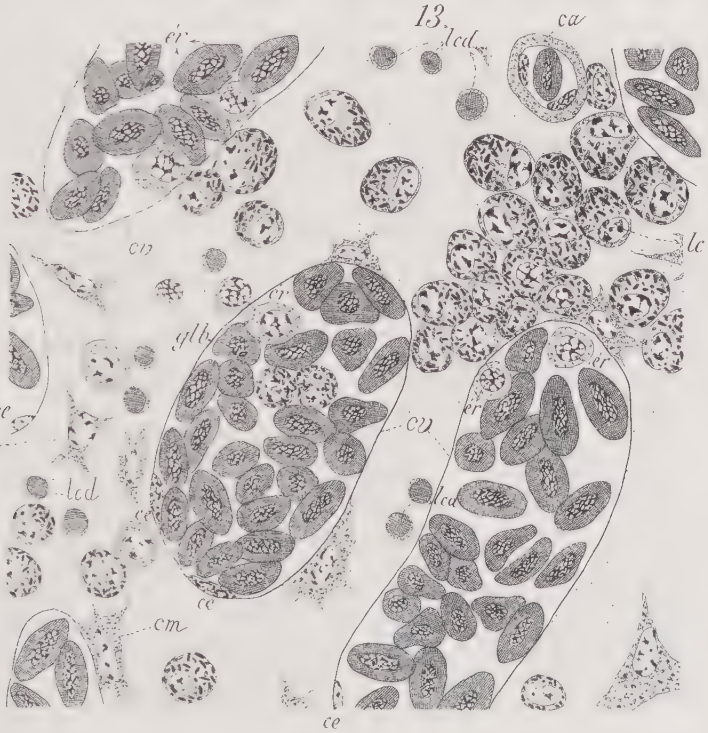
Lith. Ch. Dume

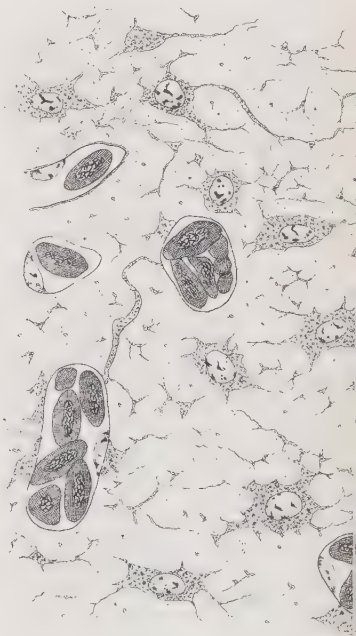


Alex Joos. sc.

à Louvain.



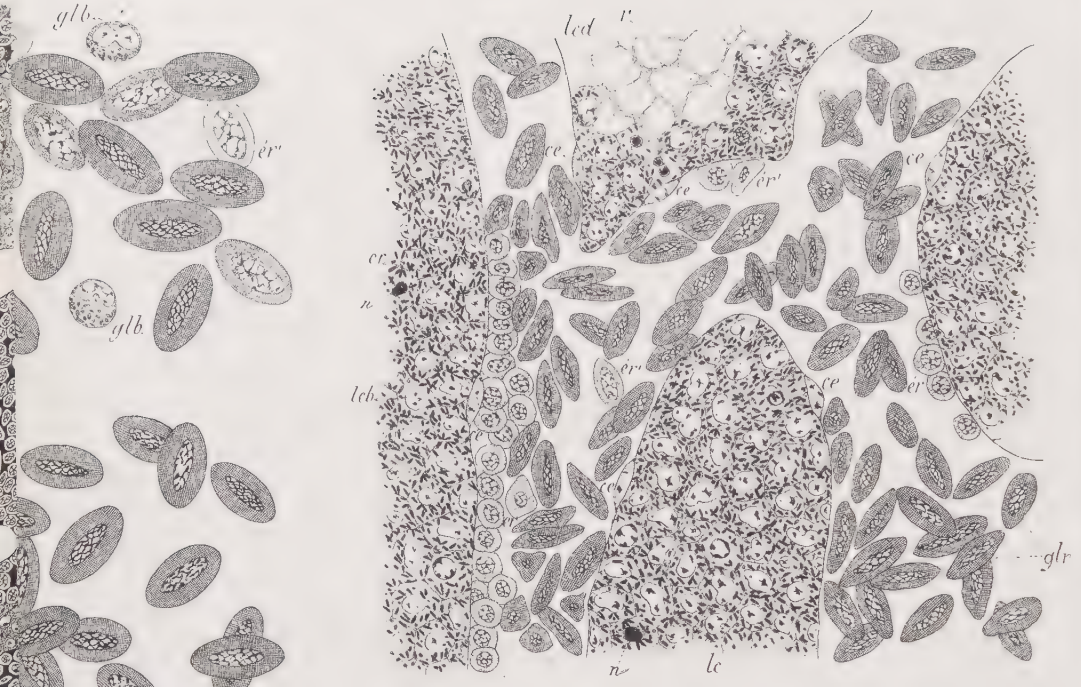




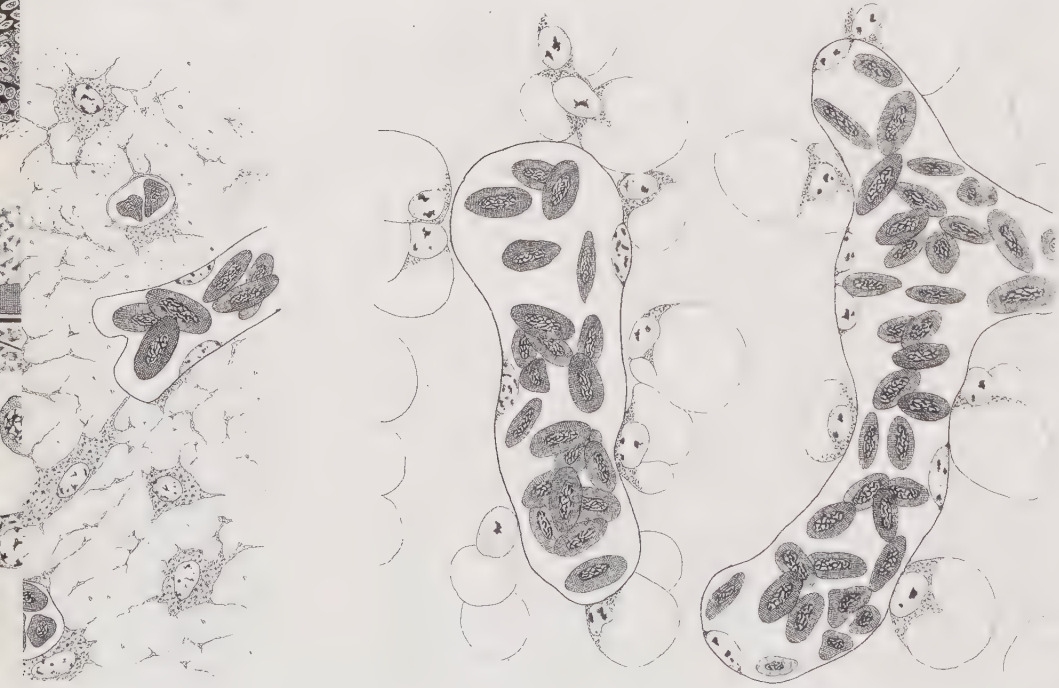
Joseph Denys, ad. nat. del.

Lith. Ch. Dumont

12.



15.



Alex. Joos, sc.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, professeur de biologie cellulaire,
G. GILSON, professeur d'embryologie, J. DENYS, professeur d'anatomie pathologique,
a l'Université catholique de Louvain.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME IV

2e FASCICULE

I Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée chez les Vertébrés, par A. VAN GEHUCHTEN.

II. La pilulaire : Étude anatomico-génétique du sporocarpe chez la Pillularia Globulifera, par Alph. MEUNIER.

III. La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi, par Manille IDE.

LOUVAIN
Aug. PEETERS, Libraire,
rue de Namur, 11.

GAND
H. ENGELCKE, Libraire,
rue de l'Université, 24.

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

ÉTUDE

SUR LA STRUCTURE INTIME DE LA

CELLULE MUSCULAIRE STRIÉE

CHEZ LES

VERTÉBRÉS

PAR

A. VAN GEHUCHTEN

PROFESSEUR SUPPLÉANT D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE
DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 1r janvier 1888.)

INTRODUCTION

Il y a quelque temps (1), nous avons publié dans cette Revue les résultats de nos recherches sur la structure de la cellule musculaire striée dans l'embranchement des articulés. Les conclusions formulées à la fin de ce travail méritent d'être contrôlées par de nouvelles observations. D'un côté, en effet, elles sont en opposition manifeste avec toutes les idées émises jusqu'à présent sur la structure musculaire, et d'un autre côté elles attribuent à la fibre musculaire striée une constitution à la fois simple et naturelle, s'harmonisant avec les idées actuelles sur l'organisation cellulaire et avec tous les faits admis dans la science. D'après nos observations, la fibre musculaire striée des arthropodes peut être assimilée, au point de vue de sa structure intime, à une cellule ordinaire; comme celle-ci, elle possède une membrane, un noyau et un protoplasme. La membrane a reçu un nom spécial : on l'appelle *sarcolemme*; au lieu d'un seul noyau, il y en a plusieurs : la fibre musculaire est une cellule multinucléée; dans son corps protoplasmatique on retrouve les deux éléments constitutifs de tout protoplasme, un réticulum et un enchylème; seulement le réticulum s'est spécialement régularisé et l'enchylème s'est enrichi en albumine et surtout en myosine. Mais ce ne sont là que des différences secondaires. Car la forme du réticulum est éminemment changeante; elle peut varier et varie de cellule à cellule, elle varie même d'un endroit à l'autre dans une seule et même cellule. La composition de l'enchylème cellulaire ne l'est pas moins; la nature de cette sorte de plasma nutritif, destiné à élaborer pour le réticulum les substances directement assimilables, dépend nécessairement de l'activité plus ou moins grande et des besoins immédiats de ce dernier. De ces deux éléments constitutifs, le réticulum, partie isotrope, est seul irritable et contractile; l'enchylème myosique, partie biréfringente ou anisotrope, est passif dans le phénomène de la contraction et ne fait que suivre les mouvements du premier.

(1) A. Van Gehuchten : *Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée;* La Cellule, t. II, fasc. 2, p. 293 à 453, 1886.

Ces conclusions ont été reproduites au dernier Congrès des naturalistes à Wiesbaden(1). Les membres de ce congrès, qui ont suivi les travaux de la section de zoologie et d'anatomie, ont pu juger de la réalité de nos assertions par les préparations que nous leur avons communiquées. Nous avons profité de cette occasion pour montrer à nos collègues un appareil très simple, une *fibre musculaire artificielle*, que nous avons imaginé il y a quatre ans, et qui est employé depuis lors chaque année par M. Carnoy dans ses leçons, pour expliquer et faire comprendre aux étudiants, d'une manière plus frappante, la simplicité de la structure musculaire et les différentes images qu'ils trouvent dans leurs préparations.

Cette fibre artificielle représente le réticulum musculaire. « Supposez ce réticulum plongé dans un bain d'enchylème myosique, mettez-y des noyaux, entourez-le d'un sarcolemme, disions-nous au congrès de Wiesbaden, et vous aurez l'image parfaite d'une fibre musculaire striée des pattes des arthropodes. »

Monsieur le professeur K. Bardeleben a bien voulu nous offrir l'hospitalité dans sa Revue. Nous en avons profité pour relever le compte rendu par trop inexact que Krause avait fait de notre travail dans le *Jahresbericht de Virchow et de Hirsch* (2).

Ces conclusions n'étaient que la mise en lumière des idées que notre savant maître avait exposées devant nous lorsque nous suivions son cours de Biologie cellulaire. Elles ont été confirmées en partie par les travaux de Melland et de Marshall, faits indépendamment du nôtre, et dont le premier a paru au mois de juillet 1885(3) et le second au mois d'août de l'année 1887 (4).

Malgré tout le soin que nous avions apporté au côté historique de la question, quelques travaux nous ont échappé, et depuis notre publication quelques nouveaux mémoires ont vu le jour. Nous en formerons une liste commune qui servira d'appendice à la *Bibliographie* qui accompagne notre premier mémoire.

(1) Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Wiesbaden, p. 256 et 257, 23 septembre 1887.

(2) A. Van Gehuchten : *Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée;* Anatomischer Anzeiger, Bd. II, n° 26, p. 792-802, 1887.

(3) Melland : *A simplified view of the histology of the striped muscle-fibre;* The Quaterly Journal of Microscopical Science, t. XXIV, p. 371-390, July 1885.

(4) C. F. Marshall : *Observations on striped and unstriped muscle;* Ibid., p. 75-105, Août 1887.

BUT ET DIVISION DE CE TRAVAIL.

Nous nous sommes occupé, depuis bientôt deux ans, de la structure intime des cellules musculaires striées des vertébrés; les résultats auxquels nous sommes arrivé forment l'objet du présent mémoire.

Nous prendrons pour type la cellule musculaire striée de la grenouille. Sa structure une fois connue, nous choisirons quelques exemples dans les autres classes de vertébrés, et nous indiquerons brièvement en quoi la structure de leurs fibres musculaires striées pourrait s'écarter de la structure typique que nous aurons admise chez la grenouille.

Le tableau suivant indique suffisamment la marche qui sera suivie dans l'exposé de nos recherches.

Chapitre I.

Muscles des Batraciens.

I. *Rana temporaria.*

- 1° Examen du muscle à l'état vivant.
- 2° Action des réactifs coagulants : l'alcool et l'acide chromique.
- 3° Action des réactifs dissolvants.
- 4° Forme spéciale des noyaux musculaires.
- 5° Méthode du chlorure d'or.
- 6° Critique et conclusions.

II. *Triton cristatus.*

Chapitre II.

I. Muscles des poissons.
II. Muscles des reptiles.
III. Muscles des oiseaux.
IV. Muscles des mammifères et de l'homme.

Comparaison des fibres musculaires striées des vertébrés avec celles des articulés.

Résumé et conclusions générales.

MÉTHODES.

Pour étudier la structure intime de la fibre musculaire striée, deux voies sont ouvertes. Après avoir examiné la fibre vivante, on peut la soumettre à l'action de réactifs durcissants et de réactifs colorants, et essayer ensuite de débrouiller sa structure en recourant à des dissociations soignées ou à des coupes microtomiques; c'est la voie qui a été suivie presque exclusivement jusqu'à nos jours. Ou bien encore on peut appliquer sur la fibre musculaire vivante les dissolvants ou les digérants, dont l'emploi commence à devenir journalier dans les laboratoires de microscopie. Les résultats que ces nouveaux réactifs ont fournis entre les mains de certains observateurs prouvent suffisamment leur importance et la nécessité d'y recourir dans un sujet aussi controversé que la structure de la fibre musculaire. A l'aide de ces agents chimiques, dont l'action est nettement déterminée, on élimine de la cellule musculaire certaines substances connues d'avance; il est plus facile alors de reconnaître les éléments constitutifs restants, avec leurs réactions et leurs propriétés. Ensuite, en comparant les résultats ainsi obtenus avec ceux qui sont fournis par les réactifs coagulants, on découvre aisément les rapports que les éléments de la fibre affectent entre eux.

Nous n'avons négligé aucun des moyens qui étaient à notre disposition pour arriver à de bons résultats. Nous avons employé successivement les réactifs coagulants et les réactifs dissolvants. L'alcool à divers degrés de concentration et l'acide chromique à 2 % ont servi de liquides fixateurs et durcissants; pour les digestions artificielles, nous avons suivi les méthodes qui nous ont donné précédemment les résultats les plus constants, à savoir : l'acide chlorhydrique à 1 % appliqué sur le muscle frais et la potasse à 1 % employée après fixation préalable par l'alcool. Comme contrôle, nous avons utilisé quelquefois la méthode du chlorure d'or d'après les indications de Ciaccio (1).

(1) Ciaccio : *Alla terminazione delle fibre nervose motive ne' muscoli striati.....*; Mémoires de l'Académie des sciences de l'Institut de Bologne, Série IV, t. IV, p. 821 et 822, 1883.

BIBLIOGRAPHIE.

Suite (1).

Welcker : Die kernähnliche Gebilde der quergestreiften Muskeln; Henle's und Pfeiffer's Zeitschr. f. rat. med., série 3, vol. X, p. 238, 1861.

Cohnheim : Ueber den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern; Archiv für pathol. Anat., Bd. 34, p. 606, 1865.

Alexander Stuart : Experimentelle Studien über die fettige Entartung des Muskelgewebes; Archiv f. mikr. Anat, Bd. 1, p. 415-427, 1865.

Golgi : Contribuzione alla istologia dei muscoli voluntari; Annali universali di Medicina, Vol. 251, p. 250-261, 1880.

Rutherford : Discussion on the microscopical Appearances of striped muscle during rest and contraction; Transact. Internat. med. Congress, Vol. 1, p. 270 272, 1881.

v. Thanhoffer : Beiträge zur Histologie des querstreiften Muskels und der Nervenendigung in demselben; Biologisches Centralbl., Bd. I, p. 349-350, 1881-1882.

G. V. Ciaccio : Sur l'anatomie microscopique des muscles qui servent à mouvoir les ailes des insectes; Archives italiennes de Biologie, t. II, fasc. II, 1882.

Emery : Sur la structure des fibres musculaires striées de quelques vertébrés; Archives italiennes de Biologie, t. II, p. 133-134, 1882.

Trinchese : Terminaison des nerfs dans les muscles striés; Archives italiennes de Biologie, t. II, p. 343-344, 1882.

Geddes : A Re-Statement of the Oell-theorie... etc., together with an hypothesis of cell-structure and an hypothesis of contractility; Proceed. of the Royal Society of Edinburg, Vol. XII, p. 266-292, 1883-1884.

P. Grützner : Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskeln; Recueil zoologique suisse, t. I, n° 4, p. 665-684, 1884.

Kühne : Verhandl. d. naturhist. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. III, p. 241, 1884.

Rudolf V. Limbeck : Zur Kenntniss des Baues der Insectenmuskeln; Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, mathem.-naturwiss. Classe, Bd. XCI, III Abth., p. 322-348, 1885.

(1) Voir notre mémoire cité plus haut, p. 293-299.

R. Nikolaïdes : Ueber die mikroskopischen Erscheinungen bei der Contraction des quergestreiften Muskels; Archiv für Anat. und Phys., Physiologische Abth., p. 150 à 156, 1885.

Kühne : Zeitschrift für Biologie, Bd. XXIII, neue Folge Bd. V, Heft 1, p. 88, 1886.

A. Rollett : Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfaser; II Theil; Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-naturwiss. Classe, Wien, Bd. LI, 1886.

Powell : New theories concerning the construction and action of the muscular and nervous elements; Medical advocate, New-York, Vol. III, p. 89 à 93.

C. F. Marshall : Observations on striped and unstriped muscle; The quaterly Journal of microscopical science, Août 1887, p. 75 à 105.

G V. Ciaccio : Della notomia minuta di quei muscoli che negl' insetti muovono le ali; Mémoires de l'Académie des sciences de l'Institut de Bologne, Série IV, t. VIII, p. 525-538, 1887.

CHAPITRE PREMIER.

Muscles des Batraciens.

1. *Rana temporaria.*

1° *Examen du muscle à l'état vivant.*

Après avoir dissocié dans une goutte de plasma un faisceau musculaire de grenouille, enlevé à l'animal vivant, on l'examine rapidement au microscope sans addition d'aucun réactif; on constate alors que les fibres musculaires isolées présentent une striation transversale très évidente. Les stries sont alternativement claires et obscures. Elles sont assez larges pour mériter le titre de *bandes*, sous lequel on les désigne communément. La bande claire est traversée en son milieu par une ligne obscure, nette et régulière, la strie d'Amici, que nous avons appelée aussi *strie transversale*. La bande obscure, d'ordinaire matte et homogène, est souvent coupée en deux parties égales par une ligne transversale claire, la *strie de Hensen*. Nous n'avons jamais rencontré de disques accessoires (Nebenscheiben ou Körnerschicht) dans la fibre musculaire striée de la grenouille, FIG. **1** et **2**.

Dans un segment musculaire, c'est-à-dire dans l'espace compris entre deux stries transversales, nous trouvons donc successivement dans les cas les plus compliqués :

La strie transversale ou strie d'Amici (Grundmembran de Krause,
Une partie de la bande claire, [Querwand, etc.),
Une partie de la bande obscure (Querscheiben),
La strie de Hensen,
Une partie de la bande obscure,
Une partie de la bande claire; puis, de nouveau,
La strie transversale.

Nous avons indiqué la succession de ces stries dans la figure schématique de notre Planche I.

L'aspect de ces bandes varie suivant l'installation du foyer de l'objectif. Si on relève fortement le tube du microscope de façon à mettre au foyer de la lentille la surface externe de la fibre musculaire striée, on observe une inversion dans la striation : la bande claire que nous venons de décrire devient obscure, et la bande obscure devient claire. Toutes nos descriptions et toutes nos figures sont faites d'après le schéma précédent.

Une membrane nettement limitée entoure toute la fibre. Elle est bombée vis-à-vis de la bande obscure et déprimée au niveau de la bande claire, spécialement au niveau de la strie transversale à laquelle elle paraît adhérer; cette membrane est le *sarcolemme*. Les noyaux ne sont pas visibles.

On rencontre souvent dans la préparation des fibres recourbées sur elles-mêmes, et présentant ainsi à l'œil de l'observateur une coupe optique transversale. Sur la fibre vivante ces coupes sont marquées d'un grand nombre de petits points brillants, situés à peu de distance les uns des autres, et réunis par-ci, par-là, à l'aide de fins filaments. La FIG. **3** représente une de ces coupes transversales. Nous verrons plus loin à quoi sont dues les granulations brillantes.

A la lumière polarisée, les nicols étant croisés, toute la fibre paraît brillante au milieu du champ obscur; mais un examen plus attentif fait voir manifestement qu'elle est traversée, à distances régulières, par de fines lignes transversales noires, FIG. **1'**. Lorsqu'on fait mouvoir le polariseur de 90°, le champ devient clair et la fibre reprend l'aspect de la FIG. **1**. En tournant et en ramenant le polariseur, on s'assure facilement que chaque ligne noire correspond à une strie transversale, et chaque bande brillante à tout l'espace situé entre deux stries d'Amici, c'est-à-dire à la bande obscure et à la moitié du fond brillant des deux bandes claires voisines.

2° *Action des réactifs coagulants : l'alcool et l'acide chromique.*

Une fibre musculaire striée de grenouille, qui a séjourné quelque temps dans un réactif coagulant, tel que l'alcool concentré et l'acide chromique à 2 o/o, subit avec une extrême facilité la division en fibrilles. Ce fait était connu des plus anciens observateurs, mais il a surtout été mis en évidence par SCHWANN, grâce aux nouvelles méthodes qu'il employa pour séparer les fibrilles. Les fibrilles sont minces et délicates; quelquefois elles sont entièrement isolées sur une étendue plus ou moins considérable, souvent aussi elles sont réunies de manière à former des faisceaux de volume variable. Examinées à un grossissement ordinaire (Zeiss, Obj. DD, Oc. 4), ces

fibrilles paraissent moniliformes, formées, comme l'a si bien décrit SCHWANN, par une succession régulière de rétrécissements et de dilatations. Celles-ci sont brillantes et réfringentes quand on relève la vis du microscope, celles-là sont mattes et obscures. Sur les fibres fixées par l'acide chromique les premières ont une teinte jaunâtre.

Examinées à un grossissement plus considérable (Zeiss, Obj. L, Oc. 2), les parties élargies d'une fibrille isolée présentent des contours nettement tranchés; fusiformes sur la plupart des fibrilles, elles ont une partie moyenne arrondie qui va en s'effilant vers les deux extrémités. Ces parties élargies correspondent aux *sarcous elements* de BOWMAN. Les auteurs allemands les ont aussi appelées *Muskelstäbchen*, *Muskelprismen*, *Fleischprismen*, *Fleischtheilen*, etc. Nous les avons désignées chez les arthropodes sous le nom de *bâtonnets musculaires*. Les bâtonnets d'une même fibrille sont reliés les uns aux autres par une partie rétrécie. Sur des fibrilles colorées légèrement par une goutte d'une solution d'iode, tous les bâtonnets prennent une coloration jaunâtre; on voit alors que la partie rétrécie qui unit deux bâtonnets voisins est constituée par un mince filament portant en son milieu un léger épaississement, FIG. 4.

Quand plusieurs fibrilles sont réunies ensemble, FIG. 4, les éléments de même nature se trouvent placés les uns à côté des autres; le faisceau fibrillaire présente donc des rangées de bâtonnets alternant avec des rangées de filaments.

La rangée de bâtonnets correspond à la bande obscure de la fibre vivante. Au lieu d'être homogène et continue, comme dans la FIG. 1, cette bande est ici formée de bâtonnets indépendants, séparés par un mince espace clair. La rangée de filaments correspond à la bande claire. Sur un faisceau de fibrilles, comme celui que nous avons représenté dans la FIG. 4, on distingue dans cette bande un détail de structure qui ne se révélait pas très bien sur la fibrille isolée : nous voulons dire l'existence d'un filament transversal reliant les filaments longitudinaux, et passant par les épaississements que portent ces derniers. Ce filament correspond à la strie transversale de la fibre vivante, comme le montre la dépression du sarcolemme à son niveau.

Examine-t-on une fibre musculaire striée intacte, on constate qu'elle présente, comme la fibre vivante, une succession régulière de bandes claires et de bandes obscures. Mais ces bandes ont subi des modifications considérables et dans leur aspect et dans leur structure apparente. La bande

obscure a perdu son uniformité ordinaire; au lieu d'être homogène dans toute son étendue, elle est constituée de bâtonnets distincts et séparés par des espaces clairs. La bande claire est encore parcourue par la strie transversale, mais celle-ci n'est plus droite et régulière comme sur la fibre vivante; elle montre maintenant une série d'épaississements placés à intervalles réguliers, chacun sur une même ligne longitudinale avec un bâtonnet des bandes obscures voisines. De plus, le liséré clair, qui borde de chaque côté la strie transversale, est parcouru dans toute sa hauteur par une série de minces filaments, reliant les bâtonnets de la bande obscure aux épaississements de la strie transversale.

Sur certaines fibres musculaires les bâtonnets de la bande obscure présentent une particularité assez intéressante que nous avons déjà décrite chez les arthropodes. Au lieu d'être homogènes et fusiformes, comme ceux que nous venons de mentionner, chacun d'eux affecte la forme en biscuit ou en 8 de chiffre; la partie médiane est très rétrécie, tandis que les extrémités sont très épaisses, FIG. 5. Ces bâtonnets, juxtaposés dans la fibre striée, produisent une bande obscure traversée en son milieu par une ligne plus claire. Les deux demi-bandes correspondent aux *Querscheiben*, *Querstreifen* ou *Hauptscheiben* des auteurs allemands; la ligne claire qui les sépare s'appelle encore *strie de Hensen*.

Les réactifs colorants, tels que l'hématoxyline, le bleu de méthylène, la fuchsine en solution alcoolique, etc., colorent les bâtonnets de la bande obscure et les épaississements de la strie transversale.

Il résulte de ce qui précède que la fibre musculaire striée de la grenouille se comporte vis-à-vis des réactifs coagulants de la même façon que les éléments musculaires des arthropodes. Il y a cependant une particularité qui se produit aisément chez ces derniers, et que nous n'avons jamais observée sur les muscles de la grenouille : c'est la division transversale ou division en disques, figurée pour la première fois par SKEY en 1837 (1), longuement décrite par BOWMAN (2) pour les muscles des vertébrés. Loin de nous cependant l'idée de nier cette division transversale chez la grenouille, puisque nous en avons vu de si beaux exemples dans les cellules musculaires striées des arthropodes. Nous sommes au contraire convaincu que cette division y existe, mais nous pensons que la division en *disques complets*,

(1) SKEY : Philosophical Transactions of the royal society of London, 1837, Pl. XIX, fig. 5.

(2) BOWMAN : On the minute structure and movements of voluntary muscle; Philosophical Transactions, Part II, p. 457 à 502, 1840.

embrassant toute la largeur de la fibre doit y être assez rare, vu le diamètre parfois considérable des éléments musculaires. D'ailleurs on trouve des traces de cette division dans toutes les préparations. Ainsi, aux extrémités de nos FIG. **4** et **5**, la division transversale s'est effectuée dans l'espace clair qui sépare la strie transversale de la bande obscure; on y voit encore les restes des filaments longitudinaux qui reliaient les épaississements de la strie aux bâtonnets musculaires voisins, filaments qui ont été rompus par suite de la fragmentation.

Cette division transversale a toujours été considérée comme un fait de la plus haute importance, car elle tendait à faire admettre, dans toute fibre musculaire striée, l'existence d'une substance particulière soluble dans les réactifs coagulants, la *substance unissante longitudinale*, qui aurait relié les uns aux autres les bâtonnets de deux bandes obscures voisines. Actuellement le fait de la division en disques a perdu toute importance, puisqu'il ne saurait nous renseigner sur la nature chimique des éléments qui entrent dans la constitution de la cellule musculaire. En effet, nous avons prouvé précédemment que l'action des réactifs durcissants ne s'excerçait que sur la substance de remplissage du réseau musculaire c'est-à-dire sur l'*enchylème myosique*, que ces réactifs ne dissolvaient pas la substance constitutive de la bande claire, mais amenaient seulement la coagulation des albumines qui se trouvent en solution dans la bande obscure. Ainsi naissent dans la fibre musculaire striée des endroits de moindre résistance, entre la bande obscure et la strie transversale. C'est à ces endroits que la fibre se rompt sous une action mécanique un peu violente. La division ne se fait donc pas *au milieu* de la bande claire comme BOWMAN l'avait annoncé, mais entre la strie transversale et la bande obscure. Les observations de ROLLETT (3) concordent avec les nôtres sur ce point.

Examinée à la lumière polarisée, cette fibre musculaire présente un aspect tout différent de celui de la fibre vivante. Les bandes que nous venons de décrire persistent après le croisement des nicols, avec cette différence que la bande claire est devenue obscure et la bande obscure rendue claire. La bande brillante, biréfringente ou anisotrope, correspond donc à la bande obscure ordinaire, FIG. **4** et **4'**, mais elle n'est pas biréfringente dans toute son étendue, On y retrouve les bâtonnets et les espaces

(3) ROLLETT : Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfaser, I Theil; Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-naturwiss. Cl., Wien, Bd. XXXXIX, p. 81 à 133, 1885.

qui les séparent, ceux-ci sous la forme de lignes obscures, ceux-là sous la forme d'éléments brillants. Les bâtonnets seuls sont donc doués de biréfringence dans la fibre musculaire fixée par un réactif durcissant. La bande obscure, monoréfringente ou isotrope à la lumière polarisée, correspond à la fois à la strie transversale et à l'espace clair qui la borde de chaque côté.

En comparant cet aspect avec celui de la fibre vivante dans les mêmes conditions, on trouve que les réactifs coagulants ont produit dans l'élément musculaire des modifications assez considérables. La plus importante sans doute est offerte par la bande claire. Dans la fibre vivante le liséré clair, qui borde de chaque côté la strie transversale, doit être attribué à des phénomènes de diffraction des rayons lumineux autour des épaississements et des trabécules de la strie transversale, ainsi que nous l'avons montré pour les muscles des arthropodes. L'action de la lumière polarisée le prouve d'ailleurs suffisamment, car le liséré clair disparaît après l'entrecroisement des nicols, et se trouve occupé par la substance biréfringente de la bande obscure. Dans la fibre fixée, au contraire, ce liséré persiste à la lumière polarisée; la bande claire constitue une bande autonome, occupée par une substance spéciale, différente de la substance biréfringente et traversée par la strie transversale, également monoréfringente ou isotrope.

Les réactifs coagulants ne sont donc pas de simples liquides conservateurs des détails préexistants dans la fibre vivante, comme l'admettent le plus grand nombre des auteurs. Ils y produisent au contraire des modifications profondes dont nous verrons l'explication et le mode de production à la fin de ce chapitre, et dont il faut absolument tenir compte pour parvenir à la connaissance de la structure réelle du muscle vivant.

3° *Action des réactifs dissolvants.*

Dans le but de déceler la structure intime de la cellule musculaire striée des batraciens, nous avons voulu employer les réactifs dissolvants qui nous avaient donné des résultats constants dans nos recherches sur la fibre musculaire des arthropodes, notamment l'acide chlorhydrique à 1 o/o appliqué pendant quelques heures sur des fibres vivantes, et la potasse à 1 o/o appliquée sur des cellules musculaires fixées pendant 24 heures par l'alcool concentré.

D'une manière générale, nous pouvons dire que ces réactifs, employés d'après la méthode que nous avons décrite (1), ne nous ont pas donné les

(1) A. Van Gehuchten : loc. cit., p. 331 et 350.

résultats promis. Les fibres musculaires striées de grenouille, après un séjour de quelques heures dans l'acide chlorhydrique à 1 o/o, sont entièrement désorganisées, on ne trouve plus dans la préparation, après un lavage soigné, que des sarcolemmes vides ou remplis d'une masse granuleuse entièrement dépourvue de striation. D'un autre côté, si l'on dépose une goutte de potasse à 1 o/o sur une préparation renfermant des fibres musculaires fixées pendant un jour dans l'alcool concentré, les fibres se gonflent considérablement, le sarcolemme crève à plusieurs endroits et la partie striée du muscle, totalement désorganisée, s'en échappe en masse granuleuse. Évidemment ces réactifs sont trop énergiques pour être appliqués sur les fibres musculaires de la grenouille.

Nous avons donc cherché, tout en conservant les réactifs, à mitiger leur action, en employant des solutions plus faibles et en diminuant leur durée d'action. Après bien des tâtonnements, voici à quel procédé nous nous sommes arrêté. Lorsqu'on ajoute à une préparation de fibres musculaires vivantes, une goutte d'acide chlorhydrique à 2 o/oo, on voit toutes les fibres se gonfler légèrement les unes après les autres, à mesure que l'acide y arrive; les stries transversales, si nettement visibles sur la cellule intacte, disparaissent lentement et toute la fibre prend un aspect homogène. En même temps se dessinent, sur la surface et dans la profondeur du muscle, un grand nombre de corps ovoïdes, allongés, à grand axe parallèle à l'axe de la fibre. Les uns, très allongés et très étroits, ont un aspect grossièrement granuleux: les autres, plus ou moins arrondis et plus larges que les premiers, renferment quelques grosses granulations brillantes au milieu d'un fond clair et homogène. Ces corps sont les noyaux.

Les coupes optiques transversales, FIG. 3, changent aussi d'aspect sous l'influence de ce réactif. Entre les petits points brillants, signalés sur la fibre vivante, apparaissent maintenant partout de fines trabécules qui relient ces points les uns aux autres, de manière à former par leur ensemble un magnifique réseau à mailles polygonales. A certains endroits, cette coupe présente un corps arrondi, plus ou moins irrégulier, renfermant quelques granulations brillantes, situé soit directement sous le sarcolemme, soit à un point quelconque de la partie striée; il en existe deux, trois ou plus, suivant le diamètre de la fibre musculaire. Ces corps représentent la coupe transversale des noyaux.

Après avoir laissé l'acide chlorhydrique pendant 10 à 15 minutes en contact avec les fibres musculaires, on lave la préparation à l'eau distillée

de manière à enlever toute trace d'acide. Les stries transversales reparaissent alors dans le muscle, mais ces stries ne correspondent plus à celles que nous avons vues sur la fibre vivante, FIG. **1** et **2**. On n'observe plus dans ces muscles qu'une seule sorte de lignes transversales placées à intervalles réguliers les unes au-dessus des autres, et s'étendant d'un bout de la fibre à l'autre. La dépression que le sarcolemme présente à leur niveau, aux endroits où il est resté intact, prouve que ces stries correspondent aux lignes noires qui occupent le milieu de la bande claire sur la fibre vivante. Ce sont donc les stries transversales. Ces stries ne sont plus aussi régulières que celles des FIG. **1** et **2**; elles sont formées par une rangée de granulations plus ou moins volumineuses, reliées les unes aux autres par une fine trabécule, FIG. **6**. Les bandes claires et les bandes obscures ont disparu entièrement comme telles. Entre deux stries transversales, c'est-à-dire dans un segment musculaire ou une case (Muskelfach) de KRAUSE, on ne trouve plus que de fins filaments longitudinaux, parallèles et placés à égale distance les uns des autres. Ces filaments vont d'une strie transversale à l'autre, et s'y terminent dans une granulation. Il y a autant de lignes longitudinales qu'il y a de granulations sur la strie transversale. Tous ces détails sont clairement indiqués sur notre FIG. **6**. Ces lignes sont des filaments, et non la coupe optique d'une membrane, puisqu'elles ne sont visibles que pour une seule installation du foyer du microscope. Relève-t-on ou descend-on la vis micrométrique, les lignes qui étaient au point disparaissent, tandis que d'autres arrivent au foyer.

Les filaments longitudinaux ou trabécules présentent quelquefois un léger épaississement au milieu de l'espace qui sépare deux stries transversales voisines. L'ensemble de ces épaississements à un même niveau fait l'effet d'une strie transversale nouvelle, occupant le milieu de la bande obscure primitive. Mais, contrairement à ce qui existe pour la strie d'AMICI, ces épaississements sont indépendants les uns des autres; on n'observe jamais de trace d'un filament transversal qui pourrait les réunir, FIG. **7**. La rangée d'épaississements correspond à la strie de HENSEN, FIG. **2**.

Cette strie, qui occupe quelquefois le milieu de la bande obscure sur la fibre vivante aussi bien que sur la fibre fixée par un réactif coagulant, et qui a toujours été désignée sous le même nom de *strie de Hensen*, peut avoir une constitution bien différente; nous avons déjà fait remarquer ce détail dans une des conclusions générales qui terminent notre étude sur les éléments

musculaires des arthropodes (1). Dans la fibre vivante elle provient d'un épaississement de toutes les trabécules longitudinales, ainsi que le montre notre FIG. 7; tandis que dans la fibre fixée elle résulte d'une forme particulière des bâtonnets musculaires, comme cela ressort clairement de notre FIG. 5. La strie de HENSEN n'est donc pas un détail *constant* de la structure musculaire, puisqu'elle peut manquer et qu'elle manque souvent; de plus, nous venons de le voir, quand cette strie existe, elle peut avoir une valeur différente. C'est ce qui explique, sans doute, le double désaccord qui règne entre les auteurs par rapport à l'existence de cette strie, et quant à ses propriétés.

Les noyaux n'ont pas changé d'aspect.

Les fibres musculaires de la grenouille, traitées par l'acide chlorhydrique, subissent facilement la division transversale ou division en disques. Cette division se fait toujours dans l'espace situé entre deux stries transversales, espace qui correspond à la bande obscure de la fibre vivante. Les disques qui en résultent sont formés presque exclusivement de la strie transversale. Ils ne correspondent donc pas à ceux décrits par BOWMAN, et qui sont formés seulement par les bâtonnets de la bande obscure, mais à ceux que nous avons décrits avec ROLLETT dans les fibres musculaires des arthropodes. Deux espèces de disques peuvent donc se produire dans les cellules musculaires striées de la grenouille. Les uns naissent sous l'action des réactifs coagulants par une dislocation effectuée dans la bande claire; les autres résultent de l'action des réactifs dissolvants dans un endroit variable de la bande obscure. Ces derniers, en tombant à plat dans le champ du microscope, montrent un beau carrelage formant les *champs de Cohnheim*. Nous y reviendrons plus loin en parlant de la méthode du chlorure d'or.

Pour enlever à une préparation soumise à l'action de l'acide chlorhydrique jusqu'à la dernière trace d'acide, il faut la laver soigneusement et longtemps. Voici comment nous procédons. D'un côté du couvre-objets nous soutirons, avec un morceau de papier buvard, la plus grande partie de l'acide qui inonde la préparation, en ayant soin toutefois de ne pas enlever trop de liquide à la fois, car le poids du petit verre est suffisant pour écraser des fibres aussi délicates. En même temps nous déposons de l'autre côté du couvre-objets une goutte d'eau distillée, qui est renouvelée constamment, à mesure qu'elle est absorbée et qu'elle passe sur les fibres mus-

(1) A. VAN GEHUCHTEN : loc. cit., p. 394 à 396.

culaires. Cette opération est délicate et exige beaucoup de patience, car, pour être complet, le lavage dure parfois plus d'une heure. Mais la beauté et la netteté des résultats compensent largement du temps qu'on y a consacré. Lorsque la fibre a repris son aspect ordinaire, et que les stries transversales et les trabécules longitudinales ressortent nettement, on remplace l'eau distillée par une goutte de la liqueur de Ripart et Petit. Après avoir exposé la préparation pendant quelques instants aux vapeurs d'acide osmique, on peut la luter et la conserver indéfiniment.

Le procédé à la potasse, appliqué sur des fibres musculaires de la grenouille, fixées pendant un jour dans l'alcool concentré, ne donne pas non plus de bons résultats, à la concentration de 1 o/o. Aussi avons-nous modifié notre méthode antérieure en réduisant la solution à 1/2 o/o. De plus, au lieu de mettre ce réactif directement en contact avec les cellules musculaires, nous dissocions d'abord celles-ci dans l'eau distillée, et nous déposons le couvre-objets. Alors seulement nous ajoutons au bord du petit verre une goutte de la solution de potasse; le réactif se trouve donc encore plus dilué. En tenant l'œil au microscope, on assiste à l'arrivée de la potasse sur les fibres musculaires; si son action est trop énergique, si les fibres se gonflent trop rapidement, on dilue encore le réactif à l'aide d'une goutte d'eau.

Au lieu d'une solution de potasse, nous avons aussi employé, à l'exemple de Rollett, une solution d'acide chlorhydrique à 1/2 o/o. On laisse ce réactif agir pendant 4 ou 5 minutes. Après lavage complet, ce procédé donne les mêmes résultats que le précédent. Les gros bâtonnets qui constituent la bande obscure disparaissent presque entièrement et, à la place qu'ils occupaient, on ne trouve plus qu'un fin filament allant d'une strie transversale à l'autre, analogue aux trabécules que nous avons décrites plus haut. Toute la fibre musculaire striée est réduite à un réticulum à mailles régulières, placées les unes à côté des autres, et les unes au-dessus des autres, limitées latéralement par de fines trabécules dont l'ensemble constitue les fibrilles longitudinales, et fermées à leurs bases par des filaments transversaux dont l'ensemble constitue la strie transversale. Toutes ces mailles ont le même diamètre vertical, aussi les stries transversales sont-elles placées à égale distance les unes des autres; elles ont aussi le même diamètre transversal, c'est pourquoi les trabécules longitudinales qui les limitent se répètent à intervalles réguliers. La fig. 7 représente un réticulum musculaire obtenu par la méthode de la potasse.

En examinant un muscle ainsi traité à la lumière polarisée, on constate que tout le champ reste noir après l'entrecroisement des nicols : le réticulum musculaire est donc isotrope ou monoréfringent.

Le jus de citron filtré, appliqué pendant 5 à 10 minutes sur des fibres musculaires enlevées tout récemment à l'animal vivant, donne, après lavage suffisant, les mêmes résultats que ceux que nous venons de décrire.

Les réactifs dissolvants agissent donc de la même façon sur les éléments musculaires de la grenouille et sur les fibres musculaires striées des arthropodes. Les résultats qu'ils fournissent sont toujours les mêmes, que l'on applique ces réactifs sur la fibre vivante, ou qu'on les fasse agir sur des muscles fixés pendant quelques heures par l'alcool. Ils enlèvent à la fibre intacte la substance matte et homogène qui forme la plus grande partie de la bande obscure; ils gonflent les bâtonnets musculaires de la fibre fixée, leur enlèvent le coagulum d'albumine et de myosine et ne laissent à leur place que les trabécules longitudinales du réseau plastinien.

Ce réseau préexiste dans la fibre musculaire striée. Certaines parties, en effet, en sont visibles sur la fibre vivante : les trabécules transversales et les épaississements qu'elles présentent aux points de jonction avec les trabécules longitudinales. Celles-ci sont plongées dans une substance qui possède sensiblement le même indice de réfraction, aussi échappent-elles momentanément à la vue. Pour les faire apparaître en partie ou en totalité, il suffit d'avoir recours à un réactif coagulant ou à un réactif dissolvant. Le premier montrera clairement, au niveau de chaque granulation de la strie d'Amici, une trabécule longitudinale, visible seulement en partie, puisque les albumines en solution dans la substance de remplissage ont été coagulées autour de la partie médiane des trabécules préexistantes. Sous l'action des réactifs dissolvants, au contraire, on verra se dégager du milieu de chaque bâtonnet musculaire la partie médiane de la trabécule; le réticulum musculaire apparaît alors dans toute son étendue; il forme un tout continu, une vaste charpente qui traverse toute la longueur et toute la profondeur du muscle.

4° *Forme spéciale des noyaux musculaires.*

Une goutte de vert de méthyle, ajoutée à une préparation traitée par le jus de citron ou par l'acide chlorhydrique, colore tous les noyaux sur-le-champ; la belle coloration que ce réactif leur imprime persiste même après un lavage répété. Le vert de méthyle ne colore, dans le noyau, que la partie nucléinienne; c'est là un fait que les travaux de Carnoy ont établi

solidement. Cette coloration peut donc nous servir pour étudier plus intimement la richesse de ces noyaux en nucléine, et la forme sous laquelle cette substance s'y présente.

En parcourant la bibliographie on trouve que les auteurs, qui ont étudié la structure de la fibre musculaire striée de la grenouille, ont unanimement décrit les noyaux comme des corpuscules contenant un ou deux nucléoles. Leydig (1) les dit situés aux confluents d'un système de canaux plasmatiques ramifiés, dont il admet l'existence dans la fibre musculaire de la grenouille. Welcker (2) et Kölliker les décrivent et les figurent d'une façon identique. Le premier de ces auteurs les considère comme des cellules, et prend pour noyaux ce que tous les autres appellent nucléoles. Pour Kölliker (3) ce sont de véritables noyaux placés dans un interstice entre les fibrilles. Schultze (4) décrit aussi ces noyaux comme des corps ovalaires; mais il admet l'existence constante autour de ces éléments d'une partie protoplasmatique granuleuse plus ou moins abondante, surtout aux pôles, et constituant une cellule, malgré l'absence de membrane. Il donne à ces cellules le nom de *corpuscules musculaires* (Muskelkörperchen). Dans tous les traités classiques (Kölliker, Frey (5), etc.), ces noyaux sont décrits et figurés comme des corpuscules ovoïdes renfermant des nucléoles, et portant aux deux pôles une traînée granuleuse, reste du protoplasme primitif. Enfin E. Weber (6), dans un travail consacré exclusivement à l'étude des noyaux dans les fibres musculaires striées de la grenouille, attribue à ces éléments la forme ovalaire quand ils se présentent de face, et la forme de bâtonnets lorsqu'ils sont vus de profil. Il nie l'existence du protoplasme à l'entour de ces noyaux, qui sont seulement logés dans une fente du muscle; mais il y décrit avec Kölliker, Frey, Schultze, etc., la présence d'un ou de deux nucléoles. Aucun auteur, pas même Frey dans sa dernière édition, ne parle de nucléine ou de chromatine comme partie

(1) Leydig : *Ueber Tastkörperchen und Muskelstruktur*; Archives de Müller, p. 158 et 159, 1851.

(2) Welcker : *Die Kernähnliche Gebilde der quergestreiften Muskeln*; Henle's und Pfeiffer's Zeitschr., série 2, vol. VIII, 1857.

(3) Kölliker : *Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und den Bau der Muskeln*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, p. 311 à 335, 1857.

(4) Schultze : *Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen haben;* Arch. de Müller, p. 1 à 27, 1861.

(5) Frey : *Das Mikroskop*, 16. Aufl., p. 210, Leipzig, 1881.

(6) E. Weber : *Note sur les noyaux des muscles striés chez la grenouille adulte*; travaux du laboratoire d'histologie de Ranvier, p. 208 à 214, 1874.

constitutive de ces noyaux. Tous sont d'accord pour y admettre l'existence d'un ou de deux corps brillants et réfringents qu'ils désignent, sans déterminer leur nature chimique, sous le nom de *nucléoles*.

On juge de notre étonnement lorsque, au lieu de rencontrer seulement dans ces noyaux les nucléoles décrits par les auteurs, nous les trouvions tous occupés par un filament nucléinien continu d'un bout du noyau à l'autre, et enroulé sur lui-même en forme de tire-bouchon. Nous avons tenu à représenter un certain nombre de noyaux avec la disposition particulière qu'y affecte cet élément. En jetant un coup d'œil sur nos FIG. **6**, **9**, **10**, **11**, **12**, **13**, **17** et **18**, le lecteur distinguera facilement plusieurs formes de noyaux. Les uns, très allongés et étroits, semblent réduits à un gros filament de nucléine enroulé sur lui-même et d'une longueur variable; on n'y distingue ni membrane nucléaire, ni caryoplasme, FIG. **9**. Les autres sont ovalaires ou même sphériques; ils présentent une membrane nettement distincte, et un caryoplasme plus ou moins abondant dans lequel on retrouve la partie nucléinienne, FIG. **10**. Entre ces deux formes extrêmes, on trouve une double série de formes intermédiaires, FIG. **11** et **12**. Arrêtons-nous quelques instants à la description succincte de chacune de ces formes; peut-être qu'un examen attentif pourra nous faire découvrir les relations qui existent entre eux, et la manière dont ils dérivent de la forme ordinaire.

Parlons d'abord des noyaux étroits et allongés. Ils sont dépourvus de membrane et de caryoplasme, et réduits à un simple filament de nucléine, nous en avons représenté quelques exemples dans notre FIG. **9**. Dans certains de ces noyaux, on peut suivre avec la plus grande facilité tous les tours de spire d'un bout du filament à l'autre, sans remarquer nulle part une solution de continuité. Il en est ainsi pour les noyaux *a*, *b*, *c*, *g* et *h*. Dans d'autres les tours sont plus serrés, FIG. **9**, *d*, *e*; mais la disposition parallèle affectée par les anses, disposition plus facile à représenter qu'à décrire, et la comparaison de ces noyaux avec les premiers lèvent tout doute sur la continuité de l'élément nucléinien. Enfin certains noyaux sont réduits entièrement à un filament de nucléine légèrement ondulé, presque droit, étendu parallèlement au grand axe de la fibre; FIG. **6**, *a* et FIG. **9**, *f*.

En parcourant un certain nombre de préparations, on trouve toutes les formes intermédiaires entre un filament nucléinien nettement enroulé en spirale, et le filament rectiligne que nous venons de signaler, et l'on est porté à admettre que toutes ces formes dérivent les unes des autres.

A voir ces noyaux, on dirait qu'une certaine traction s'est opérée aux deux pôles de l'élément chromatique spiralé. Sous cette traction le filament se déroule en commençant par les tours de spire voisins des pôles; en effet, c'est à cet endroit que les tours disparaissent tout d'abord : témoins les noyaux *a*, *b*, *d* et *h* de notre FIG. **9**. Si la traction continue, deux cas peuvent se présenter. Lorsque les anneaux de la spirale sont larges et peu serrés, le déroulement s'effectue facilement, et le filament devient ondulé avant de se rectifier, FIG. **9**,*c*; mais s'ils sont étroits et serrés, les anneaux deviennent d'abord obliques et le filament est noueux avant de devenir rectiligne, FIG. **9**, *a*.

Comme le montrent les noyaux *b* et *h* de la FIG. **9**, la nucléine n'affecte pas toujours la forme filamenteuse; bien souvent aussi elle se présente sous la forme d'une bandelette plus ou moins large et enroulée en spirale, nettement visible quand elle commence à s'étirer. Nous verrons plus loin que cette particularité peut avoir une certaine importance.

A côté de ces noyaux, allongés et étroits, il en est d'autres qui ont une forme plus ovalaire. On y distingue une fine membrane limitante qui les sépare de la partie striée du muscle et, à l'intérieur de cette membrane, on retrouve l'élément nucléinien plongé dans une partie plasmatique plus ou moins abondante, le caryoplasme. Nous avons représenté quelques-uns de ces noyaux dans la FIG. **10**; nous les retrouverons encore dans les FIG. **17** et **18**. L'élément nucléinien se présente ici aussi sous la forme d'un filament continu. Dans les noyaux plus ou moins sphériques ce filament est entortillé sur lui-même sans ordre apparent, FIG. **10** *a* et *b*. Ces noyaux sont assez rares. Quand ils ont une forme ovalaire, le filament chromatique y est enroulé en spirale dont les tours tapissent la face interne de la membrane nucléaire; aussi, lorsque le noyau est épais, ne peut-on pas suivre le filament dans toute sa longueur à une seule installation du tube du microscope. Pour poursuivre ce filament, il faut tenir la main à la vis micrométrique et amener successivement au foyer de l'objectif les parties superficielles et les parties profondes du noyau. En mettant au point la face supérieure, on observe un certain nombre d'anses parallèles, placées obliquement par rapport à l'axe du noyau, FIG. **6** *d* et FIG. **10** *d*, *e*; abaisse-t-on alors le tube du microscope, on voit ces anses descendre dans l'intérieur contre la membrane, puis se continuer sur la face profonde avec des anses obliques courant en sens inverse des premières; elles sont donc en continuité les unes avec les autres. Tous ces détails sont nettement visibles dans

des noyaux peu riches en nucléine, dans lesquels les tours de spire de l'élément chromatique sont par conséquent peu serrés, comme ceux de la FIG. **10** *d* et *e*. Dans les autres noyaux la continuité est difficile à constater directement et avec évidence. Au premier aspect il semble que les tronçons nucléiniens sont indépendants les uns des autres, FIG. **6** *c*, **17** et **18**. Mais quand on y regarde de près, on trouve que plusieurs d'entre eux sont réunis ensemble, surtout vers l'extrémité effilée du noyau. Le rapprochement considérable des tronçons empêche d'en saisir la continuité, mais la comparaison de ces noyaux avec les autres nous revèle des formes intermédiaires qui accusent l'existence d'un filament continu.

Entre ces deux sortes de noyaux musculaires, FIG. **9** et **10**, si différentes en apparence, on trouve une double série de formes de transition qui nous permettent de passer, par deux voies bien différentes, des noyaux sphériques et ovalaires, pourvus d'une membrane distinçte et d'un caryoplasme, aux noyaux étroits et allongés, réduits en apparence à la seule partie nucléinienne. Nous parlerons d'abord des formes intermédiaires les plus simples, FIG. **11**. La description détaillée de toutes les formes qui peuvent se présenter nous semble inutile; nous nous permettrons de renvoyer le lecteur aux figures qui accompagnent ce travail. En jetant un coup d'œil sur les noyaux de la FIG. **11**, et en les comparant à ceux des FIG. **9** et **12**, le lecteur verra sans peine qu'il existe entre tous ces éléments des caractères communs. D'abord l'élément nucléinien se présente dans tous sous la même forme caractéristique d'un filament continu et enroulé en spirale; de plus, les noyaux *a* et *b* de la FIG. **11** sont presque identiques aux noyaux *c* et *d* de la FIG. **10**; tandis que les noyaux *g* et *h*, FIG. **11**, à part la membrane, rappellent, à s'y méprendre, les noyaux *g* et *f*, FIG. **10**; dans les noyaux *c*, *d*, *e* et *f* de la FIG. **11** on retrouve à la fois des caractères qui rappellent les formes extrêmes. Si l'on plaçait à côté les uns des autres tous les noyaux des FIG. **9**, **10** et **11**, on trouverait sans peine une série continue de formes nucléaires depuis le noyau sphérique, FIG. **10** *a*, jusqu'au noyau le plus déformé, FIG. **9**, *a* et *f*, et l'on se convaincrait aisément que toutes dérivent les unes des autres, grâce au déroulement et à l'étirement de l'élément chromatique, accompagné d'une disparition apparente de la membrane nucléaire. Nous disons : disparition apparente, car la membrane persiste toujours; elle finit par s'appliquer si intimement sur la partie nucléinienne qu'elle fait, pour ainsi dire, corps avec elle. Les formes nucléaires de la FIG. **11** plaident surtout en faveur de cette interprétation. Tous ces noyaux portent en effet les traces de la

transformation dont nous venons de parler. Aussi sommes-nous tenté d'admettre que tous ont eu primitivement une forme sphérique, encore visible à quelques rares endroits, FIG. **10**, *b*, et qu'ils étaient pourvus d'une membrane nettement distincte, renfermant un filament chromatique continu au milieu d'un caryoplasme plus ou moins abondant. Par suite du développement de la fibre musculaire, peut-être par suite de son accroissement en longueur, ces noyaux subissent de grandes modifications. De sphériques ils deviennent ovalaires et fusiformes; en même temps le filament de nucléine se déroule et s'étire suivant l'axe de la fibre, FIG. **11**, *f*, *g*, *h*, *i*, le diamètre transversal du noyau se rétrécit de plus en plus, et sa membrane finit par s'appliquer directement sur le filament chromatique. On obtiendrait ainsi des formes nucléaires analogues à celles de la FIG. **9**, *f*, *g*.

A côté de cette première série de formes intermédiaires, on rencontre encore dans la fibre musculaire de la grenouille une autre série de formes plus compliquées.

Dans les préparations traitées par le jus de citron filtré ou par un acide dilué, et colorées par le vert de méthyle, on rencontre un grand nombre de noyaux pâles, d'une forme ovalaire et très aplatie. L'élément nucléinien y affecte aussi une forme filoïde, mais il est peu sensible à l'action du vert de méthyle. La face de ces noyaux tournée vers l'œil de l'observateur est parcourue par un certain nombre de fins filaments verdâtres, parallèles les uns aux autres, FIG. **12**, *e* et FIG. **18**, *a*. Il serait difficile de dire si ces tronçons sont indépendants, ou s'ils appartiennent à un filament chromatique continu. Leur manière d'être les uns par rapport aux autres parle plutôt en faveur de la dernière hypothèse.

Outre ces noyaux ovalaires, on en trouve d'autres plus allongés, présentant à leur surface deux, trois ou quatre bandelettes parallèles d'un vert très foncé, FIG. **12**, *a*, *b*, *c*, *d*. A première vue on serait tenté de rapprocher ces noyaux de ceux de la FIG. **10**; mais ces bandelettes sont indépendantes, car on ne remarque jamais, en abaissant le tube du microscope, qu'elles se relient l'une à l'autre; d'ailleurs leur disposition même parle contre leur continuité : témoins les noyaux *a*, *c* et *d* de la FIG. **12**. D'où viennent donc ces bandelettes chromatiques?

En les étudiant attentivement on voit que le noyau qui les renferme a subi une torsion sur lui-même, et qu'il décrit *dans sa totalité* une spirale plus ou moins bien dessinée. Ces noyaux sont très aplatis, aussi la spirale

est-elle formée par une bande plus ou moins large, mais très mince. Lorsque cette bande se présente à plat on n'y aperçoit que des traces de coloration, parce que la nucléine n'y est vue que sous une épaisseur minime. Mais quand elle est tournée de champ, la nucléine se présente sous une épaisseur beaucoup plus grande, et alors elle est nettement colorée en vert. C'est ce qui arrive chaque fois que le noyau se présente de profil, par conséquent à chaque tour de la spirale, comme on le voit sur la FIG. **12**.

Il y a donc entre ces noyaux et ceux de la FIG. **11** une différence considérable.

Cette différence réside d'abord dans la forme : les uns sont ovalaires et aplatis, les autres, au contraire, plus ou moins allongés, sont enroulés en spirale sur eux-mêmes. La manière d'être de l'élément chromatique est aussi différente. A première vue, on dirait que la partie nucléinienne de ces noyaux présente la même disposition et possède la même organisation; dans les deux cas, en effet, on voit des bandelettes chromatiques parallèles à la surface. Mais dans les noyaux comme ceux de la FIG. **11**, tous les tours de spire, colorés en vert par le réactif, appartiennent en propre au filament nucléinien, ce sont des anses du filament primitif; tandis que dans les noyaux analogues à ceux qui sont dessinés dans la FIG. **12**, les bandes nucléiniennes visibles proviennent de la coalescence, de la fusion apparente ou réelle des anses du filament initial. Par suite de la diminution du diamètre transversal du noyau, celles-ci sont rapprochées et comme entassées les unes sur les autres, et donnent ainsi naissance à une bandelette issue de la réunion des tours de spire du premier filament. Si des noyaux de cette sorte continuent à s'allonger et à s'enrouler, la lame qui les constitue sera de plus en plus étroite, le tassement des tronçons nucléiniens deviendra de plus en plus complet et, à la fin, tout le noyau sera réduit à une simple bande chromatique identique en apparence au filament que nous avons représenté dans la FIG. **9**.

Les bandelettes nucléiniennes, plus ou moins enroulées sur elles-mêmes, qui se rencontrent comme noyaux dans les fibres musculaires de la grenouille, peuvent donc provenir du noyau originel de deux façons, et avoir une constitution différente. Tantôt le filament nucléinien primitif se déroule simplement et s'étend à mesure que le noyau s'allonge; tantôt au

contraire le noyau tout entier s'enroule sur lui-même, en ramenant et en pressant les anses nucléiniennes les unes sur les autres. A la simple inspection de ces filaments chromatiques, FIG. 9, on ne saurait dire de quelle façon ils se sont formés. En décrivant les diverses formes de noyaux représentées dans la FIG. 9, nous avons appelé l'attention du lecteur sur ce fait que les noyaux *b* et *h* n'étaient pas précisément des filaments, mais des bandelettes très étroites, comme cela se voit manifestement à divers endroits. Cette particularité, tout accessoire en apparence, a pourtant son importance : elle indique en effet, d'après nous, que ces deux éléments proviennent de la forme primitive en passant par la série intermédiaire de la FIG. 12.

Il existe donc, dans la fibre musculaire striée de la grenouille adulte, des noyaux qui, par leur constitution et la manière d'être de leur élément nucléinien, rappellent les plus beaux exemples de noyaux à filament continu décrits jusqu'à ce jour. Ce fait nous a paru assez intéressant pour être signalé. Car jusqu'ici la plupart des auteurs qui ont constaté l'existence d'un filament continu dans certains noyaux des animaux supérieurs, les ont considérés comme marquant la première étape d'une division commençante, le stade de peloton. Les noyaux que nous venons d'analyser sont des noyaux vieux et profondément modifiés, plongés dans des muscles parfois en voie de dégénérescence. Ensuite ce n'est pas un, mais des milliers d'exemples de filament typique que l'on trouve dans les préparations. Assurément, il ne s'agit pas ici de divisions imminentes.

Lorsque notre attention fut attirée pour la première fois sur ces noyaux musculaires, nous crûmes nous trouver en présence d'un accident de préparation ou d'un cas fortuit. Il n'en était rien. Car nous les avons retrouvés constamment, sur plus de dix grenouilles, dans les fibres musculaires du gastro-cnémien, du pectoral, du peaucier thoracique et de la langue. C'est dans les muscles de la langue que nous avons rencontré les plus beaux noyaux.

Ils ne sont pas produits non plus par l'action des liquides employés; nous ne nous sommes servi que de réactifs acides, réputés comme respectant le mieux l'élément chromatique dans sa forme et dans son intégrité.

Il est regrettable que la preuve directe ne puisse en être fournie par l'examen du muscle vivant; on sait que les noyaux ne sont pas visibles quand on examine une fibre intacte dans une goutte de plasma; ils sont en effet presque toujours situés dans la partie striée du muscle,

et ils ont le même indice de réfraction que la substance environnante. L'addition de quelques gouttes d'eau distillée ou l'exposition aux vapeurs d'acide osmique amènent des modifications sensibles dans la fibre : la myosine de l'enchylème se coagule autour des trabécules du réseau et les noyaux apparaissent comme des corps ovalaires à membrane très nette, mais à contours souvent très irréguliers. Une goutte de vert de méthyle donne à ces noyaux une teinte verte, mais les bâtonnets musculaires et les stries qui les environnent de tous côtés empêchent de pénétrer plus avant dans leur structure; on n'y voit qu'un contenu granuleux. Il y a cependant un détail qui y apparaît d'une manière constante, et que nous n'avons pas retrouvé après l'action des réactifs acides, c'est l'existence dans ces noyaux d'un ou de deux corps brillants, réfringents, à contours nettement tranchés et insensibles au vert de méthyle, les *nucléoles* des auteurs. Nous avons représenté quelques-uns de ces noyaux dans la FIG. **14**. Quand la dissociation a été bien faite, on obtient quelquefois dans la préparation un noyau musculaire plus ou moins isolé; on y retrouve alors le filament nucléinien continu et enroulé en spirale que nous avons décrit plus haut; mais ce filament nous a toujours paru plus irrégulier et plus bosselé qu'après l'action des réactifs acides, FIG. **14**, *a*. Ce fait tendrait peut-être à faire admettre que les réactifs acides gonflent légèrement la nucléine.

Dans les muscles qui ont séjourné quelques jours dans l'alcool concentré, les noyaux présentent le même aspect, témoin la FIG. **15**. Ici cependant la membrane nucléaire paraît plus épaisse que sur les noyaux frais, et les nucléoles sont très apparents; le vert de méthyle n'exerce plus aucune action. Ces noyaux ressemblent entièrement à ceux qui ont été décrits et figurés jusqu'à présent. Emploie-t-on l'alcool au tiers, ou bien, à l'exemple de WEBER, plonge-t-on les muscles pendant un jour dans un mélange de deux parties d'alcool à 36° et une partie d'eau, les noyaux présentent un contenu granuleux et prennent une teinte par le vert de méthyle. Il en est de même après fixation par le sublimé corrosif. Dans tous ces cas les nucléoles sont très apparents, mais les bâtonnets musculaires qui enveloppent ces noyaux cachent leur structure. Dans ces préparations, on rencontre plus souvent que sur le muscle frais des noyaux isolés, parce que la séparation en fibrilles est plus facile; ces noyaux présentent toujours le filament nucléinien enroulé en spirale à son intérieur et tapissant par ses anses la face interne de la membrane, seulement le filament y est plus mince et plus grêle que dans les noyaux frais, FIG. **15**, *a*. Les réactifs coagulants

rétrécissent donc un peu le filament primitif. Si leur action est trop brusque, ils l'appliquent si intimement contre la membrane nucléaire qu'il fait pour ainsi dire corps avec elle. C'est pourquoi, sous l'action d'une goutte de potasse à 1 o/o, la membrane de ces noyaux s'amincit. Si on ne laisse ce réactif que quelques instants en contact avec les fibres musculaires, et qu'après lavage répété on ajoute le vert de méthyle, tout le noyau prend une teinte verdâtre assez prononcée; la nucléine s'est en effet répandue dans le caryoplasme. Après l'action prolongée de la potasse, les noyaux sont vides de nucléine et ne prennent plus aucune coloration. Ils apparaissent alors comme des cavités ovalaires dans le corps de la cellule musculaire.

Un mot maintenant sur les *nucléoles*.

Quelle est la nature de ces corps? Nous avons vu qu'ils sont insensibles à l'action du vert de méthyle. D'un autre côté ils n'existent plus dans les muscles traités par les réactifs digestifs, ils sont donc solubles dans les acides. Sous l'action de la potasse diluée, les nucléoles se montrent assez résistants : témoins les noyaux de la FIG. **16**, qui proviennent de fibres musculaires soumises pendant 5 minutes à l'action de la potasse à 1 o/o; ils disparaissent rapidement sous l'action d'une solution à 10 o/o. Tous ces caractères microchimiques prouvent que les nucléoles sont exclusivement de nature albuminoïde, et doivent être rangés dans la catégorie des *nucléoles plasmatiques* de CARNOY.

Les noyaux que nous venons de décrire ne sont pas propres aux cellules musculaires vieilles et usées; nous les avons en effet retrouvés avec tous leurs caractères dans les fibres de deux jeunes grenouilles d'environ 3 centimètres de longueur, les seules que nous ayons pu nous procurer à cette époque (octobre et novembre). La FIG. **13** représente quelques-uns de leurs noyaux.

Il nous reste à parler de la place occupée par les noyaux dans la cellule musculaire de la grenouille. Les auteurs sont unanimes pour déclarer que leur position est variable. On les trouve en effet éparpillés dans toute la fibre, en partie sous le sarcolemme et en partie dans la profondeur même du muscle. KÖLLIKER et WEISMANN sont les seuls, à notre connaissance, qui aient observé que dans les muscles des amphibies les noyaux peuvent se trouver exclusivement à l'intérieur de la partie striée du muscle, et y être rangés en séries simples ou multiples, souvent très longues (1). Nous avons fréquemment observé ce fait chez la grenouille.

(1) KÖLLIKER : Éléments d'histologie humaine; 3e édition française, par MARC SÉE, p. 207, Paris, 1868.

La FIG. **17** représente un fragment d'une cellule musculaire striée dans laquelle il n'existait qu'une seule colonne de noyaux, placée au centre de la fibre et étendue, d'une manière continue, d'un bout du muscle à l'autre. Sur la fibre, dont une partie a été dessinée dans la FIG. **18**, les noyaux étaient éparpillés partout. On voit que, là aussi, ils se trouvent placés par séries dans la profondeur de la partie striée. Dans tous ces noyaux l'existence d'un filament nucléinien continu était manifeste.

Quand les noyaux se présentent en colonne serrée, comme dans la FIG. **17**, il est souvent difficile de décider si chacun d'eux possède une membrane propre. Pour s'en assurer, il suffit d'ajouter à la préparation une goutte de potasse; la nucléine se dissout, et tous les noyaux apparaissent comme des vésicules vides nettement limitées par une fine membrane externe, FIG. **19**.

Pas plus que E. WEBER, nous n'avons observé de protoplasme autour des noyaux, contrairement à ce qui est décrit et figuré dans les Traités classiques. La membrane nucléaire est toujours directement en contact avec la partie striée. Souvent il existe, aux deux pôles de chaque noyau, des traînées de granulations plus ou moins étendues, et considérées par la plupart des auteurs comme des restes du protoplasme primitif. Mais ces granulations ne constituent pas un élément *normal* du muscle; nous les passerons donc sous silence, nous réservant d'en faire l'objet d'une publication ultérieure.

5° *Méthode au chlorure d'or.*

Dans le but de contrôler et de compléter les observations que nous venons de décrire, nous avons soumis les fibres musculaires de la grenouille à l'action du chlorure d'or, en suivant les prescriptions données par CIACCIO. Voici comment on procède. Après avoir traité, pendant 5 minutes, par le jus de citron filtré, les fibres musculaires dissociées de la grenouille, on les lave à l'eau distillée; puis on les soumet pendant 1/2 heure à l'action du chlorure d'or (1) à 1 o/o (à l'obscurité). Après lavage, on plonge les muscles pendant 12 heures dans une solution d'acide formique à 1 o/o (à l'obscurité); on les lave de nouveau à l'eau distillée, et on les expose pendant 12 heures à la lumière dans une solution d'acide formique d'égale concentration. Enfin on les maintient pendant 24 heures, à l'obscurité, dans de l'acide formique pur.

(1) CIACCIO emploie le chlorure double d'or et de cadmium.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer dans notre étude sur la structure des fibres musculaires des arthropodes, les muscles traités par cette méthode subissent avec la plus grande facilité la division transversale, ou division en disques. Ces disques sont identiques à ceux que nous avons obtenus après l'action de l'acide chlorhydrique; ils ne correspondent donc pas aux disques de Bowman, comme le croit Bremer, mais bien à la seconde espèce de disques dont nous avons signalé, avec Rollett, l'existence dans les muscles des articulés. Ces disques vus à plat montrent un carrelage magnifique, formé de champs polygonaux séparés les uns des autres par de fines lignes rouges, fig. **20**. Aux endroits où plusieurs de ces lignes se rencontrent, existent de légers points d'épaississements. Tels sont les champs que Cohnheim à décrits le premier en 1865 et qui portent son nom. Depuis lors, ils ont été observés et décrits par un grand nombre d'auteurs : Kölliker, Biedermann, Gerlach, Ranvier, Retzius, Bremer, Melland et d'autres ont figuré des coupes transversales de fibres musculaires de grenouille, identiques à notre fig. **20**. Ce réseau transversal ressemble entièrement à celui que nous avons signalé dans les fibres musculaires de quelques arthropodes : notamment chez le *Geotrupes stercorarius*, fig. 35 et 36, l'*Astacus fluviatilis*, fig. 59 et 60, et la larve de *Melolontha vulgaris*, fig. 125, ainsi qu'au réseau représenté par Rollett dans les fig. 17*C*, 18*A*, 19*A*, et 23 qui accompagnent son travail sur la structure de la fibre musculaire des articulés. Bremer a décrit sur ces coupes une particularité que n'ont pas observée les auteurs précités. D'après ce savant, il existerait, au milieu de chaque champ de Cohnheim, un point coloré en rouge par le chlorure d'or, d'où partiraient un grand nombre de filaments radiaires très délicats. Les champs de Cohnheim seraient ainsi formés d'un certain nombre de champs plus petits; ceux-ci seraient la coupe des fibrilles, ceux-là la coupe d'une colonnette musculaire de Kölliker. Nous n'avons vu, sur aucune de nos préparations, le détail signalé par Bremer.

A quoi correspond le réseau transversal? En appuyant légèrement avec la pointe d'un scalpel sur la face supérieure du couvre-objets, tous les disques roulent dans le champ du microscope. On constate alors facilement que le réseau que nous venons de décrire correspond à la strie transversale; celle-ci représente donc l'ensemble des trabécules transversales du réseau, et ses granulations sont la coupe optique des épaississements qui existent aux points de jonction des trabécules.

A côté des fibres qui se sont divisées en disques, on en trouve aussi d'autres qui sont restées intactes sur une étendue plus ou moins grande, et qui permettent d'étudier facilement les muscles en coupe longitudinale. Les images fournies sont identiques, à part la coloration, à celles que nous ont données les réactifs dissolvants, l'acide chlorhydrique et la potasse, FIG. **6**, **7** et **8**. Nous avons représenté dans les FIG. **21** et **22** les deux sortes d'images que l'on rencontre le plus souvent.

Nous prions le lecteur de bien vouloir faire abstraction pour le moment des traînées granuleuses qui existent dans ces muscles. Nous les considérons de même nature que les granulations signalées par les auteurs aux deux pôles des noyaux. Elles feront l'objet d'une étude spéciale.

Les stries transversales de la FIG. **21** correspondent à la *couche granuleuse transversale*, ou *réseau transversal de premier ordre* de RETZIUS. La FIG. **22** offre un détail de structure qui n'a pas été observé par RETZIUS sur les fibres musculaires des batraciens, et que nous avons déjà signalé après l'action de l'acide chlorhydrique, FIG. **7** : toutes les trabécules longitudinales présentent un épaississement médian. Ainsi naîtrait, entre deux stries transversales voisines, la *couche granuleuse transversale* ou *réseau transversal de second ordre* dont parle RETZIUS chez les arthropodes. Cette seconde couche granuleuse serait identique à la première, c'est-à-dire que les épaississements que nous venons de signaler seraient reliés les uns aux autres par des trabécules transversales, de façon à produire, à ce niveau, un réseau analogue à celui de la FIG. **20**. ROLLETT exprime la même idée. Nous ne pouvons accepter la manière de voir de ces auteurs, car nous n'avons jamais observé la moindre trace de filament entre deux épaississements voisins. Nous sommes arrivé à la même conclusion pour les cellules musculaires striées des arthropodes. Il n'existe de réseau transversal, dans la fibre musculaire striée de la grenouille, comme dans celle des arthropodes, qu'au niveau de la strie transversale.

Nous n'avons pas non plus retrouvé dans les muscles de la grenouille la structure compliquée que BREMER y décrit, après l'emploi du chlorure d'or. D'après ce savant, le réseau musculaire serait double; il serait en effet formé par des stries longitudinales et transversales, alternativement épaisses et minces, des rangées de granulations alternativement fortes et faibles, de manière à produire un réseau très gros et un autre très fin. » Es giebt in den quergestreiften Muskelfasern alternirende dicke und dünne Quer- und

Langsfäden, alternirende Quer- und Langsreihen von grossen und kleinen Knötchen ein groberes und feineres Netz (1). «

Le second de ces réseaux serait placé de telle façon que, sur une coupe optique longitudinale, chaque maille du réticulum de la FIG. **21** serait divisée en quatre mailles plus petites par deux trabécules perpendiculaires l'une à l'autre, et, sur une coupe transversale, chaque champ de COHNHEIM serait formé par un agrégat de mailles plus délicates.

Les descriptions et les figures de BREMER s'écartent tellement des images que nous avons eues sous les yeux que toute comparaison entre ses figures et les nôtres nous paraît impossible. Il est évident d'ailleurs que BREMER se trompe quand il met le réseau transversal dans la bande *obscure* (!), et qu'il assimile les disques qu'il a obtenus par la méthode du chlorure d'or aux véritables disques de BOWMAN. Pour nous, les bâtonnets (Knötchen oder Stäbchen) de la bande obscure de BREMER ne sont que les épaississements de la strie transversale, tandis que la strie d'AMICI qui occupe la bande claire de BREMER représente uniquement la rangée des épaississements des trabécules longitudinales.

CONLUSIONS ET CRITIQUE.

I.

Les conclusions qui se dégagent des faits décrits dans les paragraphes précédents sont aisées à formuler.

1° Il existe dans la fibre musculaire striée de la grenouille un élément réfractaire, jusqu'à un certain degré, aux réactifs dissolvants. Cet élément y affecte une disposition particulière. Il s'y trouve, en effet, sous la forme de réseau régulier à mailles allongées, rectangulaires et toutes égales, placées mathématiquement les unes à côté des autres dans le sens transversal, les unes au-dessus des autres dans le sens longitudinal du muscle. Le réseau traverse toute la fibre, et en forme en quelque sorte la charpente ou le squelette. Les mailles qu'il circonscrit sont limitées de toutes parts par de fines trabécules longitudinales et transversales; l'ensemble des trabécules transversales d'une seule rangée de mailles

(1) BREMER : loc. cit., p. 323.

forme la strie transversale, l'ensemble des trabécules verticales d'une série longitudinale de mailles forme une fibrille. Mais ces fibrilles, pas plus que les stries, ne sont des éléments indépendants; elles sont réunies les unes aux autres, et leur ensemble forme un tout continu, un véritable *élément* constitutif de la fibre.

2° A côté de ce réseau il existe dans la cellule musculaire de la grenouille un second élément constitutif, soluble dans les réactifs dissolvants, et que l'on peut retrouver dans ces derniers soit en neutralisant l'acide, soit en chauffant, pendant quelques heures, à une température de 60° à 65°, les liquides digestifs employés. Dans les deux cas il se forme, au sein de ces liquides, un précipité floconneux assez abondant. D'après les recherches de Cath. Schipiloff et Danilewsky (1) ce précipité est biréfringent ou anisotrope. Il se colore en rouge par le réactif de Millon et jaunit par l'iode.

3° Ces deux éléments constitutifs du muscle de lagrenouille préexistent dans la fibre vivante. La strie transversale qui occupe le milieu de chaque bande claire représente une partie du réseau musculaire, et le fond mat et homogène de chaque bande obscure est formé en grande partie par la substance qui occupe les mailles du réticulum. Si l'on ne distingue pas, sur le vivant, les trabécules longitudinales du réseau qui traversent la bande obscure, c'est parce qu'elles sont enrobées dans la substance de remplissage.

4° Ces deux éléments constitutifs se retrouvent aussi dans les muscles fixés par un réactif durcissant : les bâtonnets de la bande obscure sont formés en grande partie par l'enchylème; les stries transversales et les minces filaments qui relient les bâtonnets musculaires aux épaississements de ces stries appartiennent au réticulum.

5° Le réseau est réfractaire aux réactifs dissolvants : il est de nature plastinienne.

D'après les analyses faites par Nasse (2), la substance qui remplit les mailles du réseau musculaire renferme de l'eau, des sels minéraux et un grand nombre de substances albuminoïdes. Kühne (3) y a découvert la myosine, qui en forme l'élément principal. D'après les recherches faites par

(1) Cath. Schipiloff et A. Danilewsky : *Ueber die Natur der anisotropen Substanzen des quergestreiften Muskels und ihre Vertheilung im Muskelbündel*; Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. V, p. 349-365, 1881.

(2) O. Nasse : *Der chemische Bau der Muskelsubstanz*; Biologisches Centralbl., Bd. II, p. 313—319, 1882—83.

(3) Kühne : *Physiologische Chemie*; Leipzig, 1868.

ce savant, par Hoppe-Seyler et par Weyl (1), la myosine se caractérise essentiellement par sa solubilité dans le chlorure de sodium et le chlorhydrate d'ammoniaque, par sa précipitation en présence d'un excès d'eau et, surtout, par sa solubilité et sa transformation rapide en syntonine dans les acides dilués. C'est une substance éminemment altérable. Danilewsky, en se basant sur ces propriétés de la myosine, est parvenu à l'extraire complétement du muscle. Il a opéré sur de grandes masses musculaires soumises à l'action de l'acide chlorhydrique à 1 o/o, ou du chlorhydrate d'ammoniaque de concentration variable. En examinant au microscope le résidu de cette dissolution, il y trouva une substance spongieuse qu'il nomme *Bindegerüstgewebe*, et que nous croyons pouvoir identifier avec le réticulum que nous avons décrit. La méthode à l'acide chlorhydrique, que nous avons suivie pour dégager le réticulum musculaire, a d'ailleurs été empruntée à ce travail de Danilewsky (2).

6° Si la substance de remplissage du réseau musculaire a la constitution chimique que nous venons de lui attribuer, l'aspect que le muscle présente après l'action d'un réactif coagulant s'explique naturellement. Mis en contact avec une fibre musculaire vivante, l'alcool doit nécessairement coaguler les substances albuminoïdes qui se trouvent en solution dans le muscle ; cette coagulation se fera, nous l'avons expliqué dans notre étude sur les muscles des arthropodes, autour des corps solides plongés dans ce bain d'albumine et de myosine, c'est-à-dire autour des trabécules du réseau musculaire.

7° On peut se demander si ces deux substances se retrouvent encore dans les muscles traités par la méthode du chlorure d'or. Retzius (3), Bremer (4), Melland (5) et Marshall (6) répondent affirmativement. Le réseau coloré en rouge est le réticulum musculaire, il réduit le chlorure d'or; les mailles

(1) Weyl : *Beiträge sur Kenntniss thierischer und pflanlicher Eiweiss-Körper*; Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. I

(2) A. Danilewsky : *Ueber die Abhängingkeit der Contractionsart der Muskeln von den Mengenverhältnissen einiger ihrer Bestandtheile.* Beiträge für eine zukunftige Theorie der Contraction ; Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. VII, p 124—160, 1883.

(3) Retzius : *Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern;* Biologische Untersuchungen, p. 1—36, 1883.

(4) Bremer : *Ueber die Muskelspindeln....* etc.; Schultze's Archiv, Bd. XXII, p. 318—328, 1883.

(5) Melland : *A simplified view....* etc.; The Quaterly Journ. of micr. Sc., t. XXIV, p, 371—390, July, 1885.

(6) Marshall : loc. cit.

de ce réseau sont incolores, parce qu'elles sont occupées par une substance qui n'exerce pas d'action sur le sel d'or : la substance musculaire véritable. Dans notre travail sur les muscles des arthropodes nous nous sommes élevé contre cette manière de voir. D'après nos observations, les mailles du réticulum sont incolores *parce qu'elles sont vides*, la substance qui les remplissait ayant été dissoute par l'acide formique ou le jus de citron dont l'emploi est exigé par la méthode. Nous avons voulu contrôler, d'une manière plus précise que nous ne l'avions fait chez les arthropodes, cette action du jus de citron sur les muscles de la grenouille. Voici comment. Après avoir laissé les muscles vivants pendant 5 minutes dans le réactif et après les avoir lavés à l'eau distillée, nous les avons examinés directement au microscope sans les soumettre à l'action du chlorure d'or. Ces muscles ne présentaient plus qu'un réticulum identique à celui que l'on obtient par les dissolvants, FIG. **6**, **7** et **8**; la substance qui remplissait les mailles avait donc été dissoute par le jus de citron. Après cet examen, nous avons soumis ces mêmes muscles à l'action du chlorure d'or : les fibres ne présentaient que le réseau coloré en rouge et des mailles incolores. Celles-ci sont donc incolores, non parce que la substance qui les remplit sur la fibre vivante n'exerce aucune action sur le sel employé, comme l'ont annoncé RETZIUS, BREMER, MELLAND et MARSHALL, mais parce que cette substance a disparu.

8° L'étude du muscle à la lumière polarisée nous révèle que le réticulum est isotrope ou monoréfringent, tandis que l'enchylème myosique seul est doué de biréfringence. Ces observations sur les muscles des vertébrés confirment les résultats que nous avons obtenus chez les articulés. Sur la fibre vivante, la strie transversale est toujours obscure quand les nicols sont croisés, parce que, à ce niveau, la quantité de matière du réticulum l'emporte sur l'enchylème myosique. La bande obscure est biréfringente dans toute son étendue, malgré la présence des trabécules longitudinales, parce que celles-ci sont noyées complétement dans la substance biréfringente. Dans le muscle fixé on rencontre quelquefois des granulations biréfringentes sur la strie transversale; la position qu'elles occupent par rapport aux bâtonnets musculaires des bandes voisines indique clairement qu'elles correspondent aux épaississements de la strie transversale. Nous avons observé le même détail dans certains muscles des arthropodes. Ces granulations n'existent pas dans la fibre intacte, et d'un autre côté elles disparaissent après l'action des réactifs dissolvants.

Aussi croyons-nous qu'elles proviennent exclusivement d'un léger coagulum de myosine autour des épaississements de la strie transversale. La bande obscure est biréfringente, mais elle ne l'est pas dans toute son étendue. Les bâtonnets musculaires seuls sont brillants, et séparés les uns des autres par des espaces obscurs; ceux-ci correspondent aux parties des mailles laissées libres par la coagulation des substances albuminoïdes, et occupées par la partie liquide de l'enchylème mélangée au liquide conservateur employé.

9° Il n'existe donc dans la fibre musculaire striée de la grenouille, en dehors du sarcolemme et des noyaux, que deux éléments constituants : un réticulum et une substance de remplissage. Ainsi se trouve confirmé une fois de plus un fait qui, selon nous, est établi d'une manière définitive.

II.

Thin, Biedermann, Gerlach, Retzius, Bremer, Melland, Rollett, Kühne et Marshall sont tous d'accord sur ce point fondamental. Qu'on appelle le réseau musculaire : *substance unissante* ou *interfibrillaire* avec Biedermann et tous les anciens auteurs, *substance nerveuse* avec Gerlach, *sarcoplasme* avec Rollett, *rhabdia* avec Kühne; qu'on le considère comme un reste du protoplasme primitif non différentié, destiné à réunir les unes aux autres les fibrilles musculaires, comme le font Ranvier, Biedermann, Rollett et Kühne; qu'on le suppose formé, avec Retzius et Bremer, par les prolongements protoplasmatiques de leurs cellules musculaires, ou qu'on l'identifie, comme nous l'avons fait ainsi que Melland et Marshall, au réticulum cellulaire, l'un des deux éléments constitutifs de tout protoplasme, c'est toujours le même élément qui se retrouve dans les figures et dans les descriptions des auteurs.

Que l'on considère la substance qui occupe les mailles de ce réseau comme la substance propre des fibrilles (Biedermann, Ranvier, Rollett, Kühne, etc.), la *substance motrice* par excellence (Gerlach), la substance musculaire véritable (Retzius), ou qu'on l'identifie avec nous à l'enchylème, le second élément constitutif de tout protoplasme; qu'on l'appelle *substance fibrillaire*, *substance motrice*, *sarkoglia* ou *enchylème myosique*, c'est toujours le même élément dont tous les auteurs veulent parler, celui qui, uni au réticulum, forme toute la fibre musculaire striée.

Le désaccord ne règne entre eux que sur l'interprétation qu'ils donnent aux mêmes faits d'observation, ou la signification qu'ils attribuent à ces deux éléments constitutifs.

La théorie des *sarcous elements* de Bowman et celle de la préexistence dans le muscle de fibrilles moniliformes de Schwann sont, parmi les théories anciennes sur la structure de la fibre musculaire striée, celles qui ont compté le plus grand nombre d'adhérents. Ces deux théories reposent sur deux faits d'observation : sous l'action de certains réactifs le muscle subit facilement la division en fibrilles (Schwann); à côté de cette division longitudinale, Bowman avait observé une division transversale du muscle, ou division en disques. Ces deux théories ont subi, dans la suite, des changements assez considérables. Ainsi, tandis que Schwann considérait le muscle comme un simple faisceau de fibrilles, ses partisans admettent l'existence entre ces fibrilles d'une substance unissante transversale, afin d'expliquer plus facilement, par la dissolution de cette substance, la production artificielle des fibrilles. D'un autre côté, les défenseurs de la théorie de Bowman prétendent que les éléments charnus sont réunis en fibrilles par une substance unissante longitudinale, et réunis en disques par une substance unissante transversale, différente de la première. Ils expliquent ainsi la division du muscle en disques ou en fibrilles, suivant que l'une ou l'autre des substances unissantes a été dissoute par le réactif. Si les deux substances sont dissoutes à la fois, il y a production d'éléments charnus.

En 1865, Cohnheim décrivit sur des coupes transversales les champs polygonaux qui portent son nom. Cette découverte fut acceptée par tous les auteurs; mais les uns virent dans ces champs la coupe des éléments charnus, les autres la coupe des fibrilles. Les fines lignes qui séparent ces champs les uns des autres étaient, pour tous, la coupe optique de la substance unissante.

Nous avons retrouvé, sur les fibres musculaires de la grenouille, les fibrilles de Schwann, les *sarcous elements* de Bowman et les *champs de Cohnheim*, mais nous ne pouvons admettre aucune des interprétations qui ont été avancées à leur sujet. Non, l'élément constitutif du muscle n'est ni le *sarcous element* de Bowman, ni la fibrille de Schwann, parce que ces deux éléments ne préexistent pas comme tels dans la fibre vivante; ce sont des productions artificielles dues à l'action des réactifs coagulants. On ne retrouve, en effet, dans la fibre intacte qu'un réticulum et une substance de remplissage indépendants l'un de l'autre, et à l'aide de ces deux éléments constitutifs on peut expliquer, de la façon la plus simple et la plus naturelle, la production des éléments charnus et des fibrilles sous l'action de certains réactifs. Les albuminoïdes en solution dans la substance de rem-

plissage se coagulent, sous l'action des réactifs durcissants, autour des trabécules longitudinales du réseau, en même temps la substance même du réticulum musculaire de souple et d'élastique qu'elle était, devient raide et cassante. La moindre traction opérée sur un tel muscle amènera nécessairement la rupture des trabécules aux endroits où elles n'auront pas été renforcées par le coagulum albumineux. De là : *a*) les fibrilles, si la rupture se fait au niveau des trabécules transversales; *b*) les disques si les trabécules longitudinales seules sont rompues; *c*) enfin les éléments charnus, si la rupture a lieu à la fois dans les trabécules transversales et les trabécules longitudinales.

La théorie des cases musculaires (Muskelkästchen) de Krause admise et défendue avec quelques légères différences par Merkel, Sachs et d'autres auteurs, ne saurait se maintenir devant ce fait d'observation : la strie transversale n'est pas la coupe optique d'une membrane formée par l'ensemble des membranes basales d'une rangée de cases musculaires, pas plus que la trabécule longitudinale ne représente la coupe optique d'une membrane verticale formant les parois latérales des mêmes cases. Nous avons vu plus haut que dans les fibres musculaires de la grenouille, les stries longitudinales et transversales sont de simples filaments : ce fait confirme donc nos observations antérieures sur les muscles des arthropodes.

Nous n'avons pas retrouvé dans les muscles de la grenouille la structure compliquée qu'Engelmann (1) attribue à la cellule musculaire striée. Cet auteur n'admet pas moins de 10 stries dans un seul et même segment musculaire; chacune d'elles serait formée par une série d'éléments identiques pour une même strie, mais doués de propriétés optiques et chimiques différentes pour les stries voisines. Le nombre de ces stries serait moindre dans les fibres musculaires de la grenouille, parce que la strie transversale y représenterait à la fois le disque intermédiaire (Zwischenscheiben ou strie transversale), les disques accessoires (Nebenscheiben) et la substance isotrope intermédiaire entre ces deux disques. L'aspect granuleux de la strie transversale serait dû aux disques accessoires plus ou moins fusionnés avec le disque intermédiaire. Si les observations d'Engelmann étaient confirmées, la structure de la cellule musculaire striée serait identique, jusque dans ses moindres détails, dans les embranchements des vertébrés

(1) Engelmann : *Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreiften Muskelsubstanz*; Pflüger's Archiv, Bd. VII, p. 51, 1873.

et des articulés. Ce fait serait important, car il montrerait la relation intime qui existe entre la structure anatomique d'un élément organique et la fonction qu'il est appelé à remplir.

Nous ne pouvons admettre les vues d'ENGELMANN.

D'abord, à quoi faudrait-il attribuer les granulations que nous avons décrites sur la strie transversale dans les muscles des arthropodes, pourvus de disques accessoires et dont ENGELMANN lui-même a donné de si beaux exemples dans les FIG. 6, 10 et 15 du travail précité? Pour nous, les granulations de la strie transversale ont partout la même signification : elles représentent uniquement les épaississements du réseau musculaire aux points de jonction de plusieurs trabécules. Aussi, nous ne craignons pas d'affirmer que les disques accessoires font défaut dans les cellules musculaires striées de la grenouille.

Les autres stries qu'on observe dans ces muscles vivants n'ont pas la signification que leur attribue ENGELMANN. Ainsi le liséré clair qui borde de chaque côté la strie transversale est dû à un phénomène de diffraction des rayons lumineux autour des éléments de la strie transversale, comme HEPPENER l'a indiqué le premier, et comme nous l'avons démontré pour les muscles des arthropodes; tandis que la strie claire qui traverse la bande obscure (strie de HENSEN) doit être attribuée, sur la fibre vivante, à un épaississement médian de toutes les trabécules longitudinales.

Le réseau décrit pour la première fois par THIN en 1876, puis par RETZIUS, BREMER, MELLAND et MARSHALL, et dont nous avons fait connaître la nature chimique ainsi que les propriétés optiques pour les muscles des arthropodes, se retrouve, nous l'avons vu, dans les fibres musculaires striées de la grenouille. Quelle signification faut-il lui attribuer?

Est-il formé de prolongements *protoplasmatiques* anastomosés des soi-disant cellules musculaires, ainsi que le prétendent THIN, RETZIUS et BREMER? Non, car les fibres de la grenouille ne renferment pas de cellules musculaires dans le sens qu'y attachent ces auteurs (1); en dehors du sarcolemme et de la partie striée on n'y trouve que des noyaux entièrement

(1) Dans le résumé que PANETH a bien voulu faire de notre travail sur la cellule musculaire striée des arthropodes, (Centralblatt für Physiologie, n° 24, p. 653—658, 18 février 1888), cet auteur relève l'expression de « cellules centrales » que nous aurions donnée aux noyaux entourés de protoplasme placés au centre de la fibre musculaire chez quelques arthropodes, et qui impliquerait une contradiction, puisque, pour nous, la fibre musculaire striée elle-même doit être assimillée à une cellule unique. Nous tenons à faire remarquer ici que PANETH nous a mal compris. Cette expression « cellules centrales » se trouve, il est vrai, à plusieurs endroits de notre mémoire, mais elle est toujours accom-

dégarnis de protoplasme et nettement séparés de la substance environnante. D'ailleurs si ce réseau était formé de prolongements protoplasmatiques on devrait y retrouver et la membrane cellulaire (1) qui recouvre ces prolongements et les éléments constitutifs de tout protoplasme. Chaque trabécule posséderait donc une organisation complexe. Or, d'après nos observations, ces trabécules sont toujours simples; ce sont des éléments solides, pleins, homogènes, sans granules internes et sans mailles, ne ressemblant en rien, par conséquent, ni aux minces *cordons* protoplasmatiques tendus dans certaines cellules ou interposés aux enclaves, ni aux *prolongements* cellulaires proprement dits. Et puis, que serait la substance renfermée dans les mailles du réseau, et que Retzius considère comme la substance musculaire véritable? D'où viendrait-elle puisqu'elle se trouve en *dehors* des *cellules musculaires?* Dans cette supposition également que faire du sarcolemme?

Dans notre travail sur les muscles des arthropodes nous avons donné de ce réseau une interprétation toute différente. Nous avons assimilé la fibre musculaire striée à une cellule ordinaire renfermant, en dehors de la membrane ou sarcolemme et des noyaux, un corps protoplasmatique unique, doué de caractères particuliers, il est vrai, mais dans lequel on retrouve encore les deux éléments constitutifs de tout protoplasme: le réticulum et l'enchylème.

C'est J. B. Carnoy qui a émis, le premier, cette idée simple et féconde sur la structure de la cellule musculaire. Il en a fourni la preuve en observant, sur les cellules musculaires de la tunique intestinale d'une larve d'hydrophile, la transformation directe du réticulum ordinaire en réticulum musculaire, par la régularisation des mailles du réseau primitif (2). Sa manière de voir a reçu de toutes parts un appui solide. Melland l'a confirmée d'abord pour les muscles de quelques articulés et de quelques vertébrés.

---

pagnée du nom des auteurs qui l'ont employée. Nous ne nous en sommes servi que pour mieux rendre l'idée exprimée dans les travaux de Retzius et de Bremer. Pour nous, nous rejetons cette expression de *cellule* donnée à un noyau musculaire, alors même qu'il serait entouré d'une zone plus ou moins étendue de protoplasme; nous avons prouvé, en effet, dans le mémoire précité, qu'on ne peut parler de cellules *dans* la fibre musculaire, puisque cette fibre elle-même, dans sa totalité, n'est qu'*une cellule unique*. Cette cellule est multinucléée; le protoplasme qui entoure les noyaux est une partie non régularisée du protoplasme primitif, et forme avec la partie striée tout le cytoplasme de la fibre.

(1) Nous tenons à faire remarquer que nous considérons la membrane cellulaire comme une partie constitutive de toute cellule. Cette membrane peut être plus ou moins épaisse et plus ou moins évidente, mais, pour nous, elle ne manque à aucune cellule.

(2) Voir notre mémoire sur les muscles des arthropodes; La Cellule, t. II, fasc. 2, p. 318.

Nous n'avons nous-même fait que la mettre en lumière en la contrôlant, par les méthodes les plus variées, sur les animaux appartenant aux diverses classes des articulés. Tout récemment encore MARSHALL, sans faire de la structure musculaire une étude approfondie, a constaté, à l'aide du chlorure d'or, l'existence de ce réseau dans les divers groupes des vertébrés. Les faits décrits plus haut prouvent que la même organisation se retrouve dans les muscles de la grenouille. Nous verrons à la fin de ce mémoire qu'elle constitue un fait général pour les cellules musculaires striées de tous les vertébrés.

Nous arrivons aux observations récentes de ROLLETT.

Ce savant a employé les réactifs dont nous nous sommes servi. Il a soumis à l'acide chlorhydrique dilué des muscles fixés pendant 24 heures par l'alcool à 93°, ainsi que des muscles vivants; il a eu recours, comme nous, à la méthode du chlorure d'or. Aussi, dans les planches qui accompagnent son travail, trouve-t-on un grand nombre de figures presque identiques aux nôtres; telles sont, par exemple, ses FIG. 24, 25 et 27, représentant un réticulum plus beau même que celui que nous avons obtenu chez la grenouille. Il a observé aussi le réseau qui existe au niveau de la strie transversale : témoins ses FIG. 17C, 18A, 19A et 23. Nos observations sont donc, en fait, entièrement d'accord avec les siennes, et, cependant, les conclusions de ROLLETT sont le contre-pied des nôtres.

Le réticulum musculaire, que nous considérons comme l'élément principal du muscle, n'est pour ROLLETT qu'une substance interfibrillaire, ou *sarcoplasme*, qu'il définit de la manière suivante : « die hyalin oder feinkörnig und stellenweise oft in ganz regelmässiger Anordnung verdichtet erscheinende, die Kerne in verschiedener, mehr oder weniger regelmässiger Anordnung in sich schliessende Substanz welche innerhalb des Sarkolemmas alle von den Fibrillen freigelassenen Räume ausfullt (1). » L'élément de la fibre que nous considérons comme d'importance secondaire et qui est, pour nous, dépourvu de toute structure, notre enchylème myosique en un mot, est pour ROLLETT la substance principale du muscle, sa *substance fibrillaire*, toujours nettement différentiée.

Il défend encore l'ancienne idée émise par KÖLLIKER; pour lui aussi, chaque champ de COHNHEIM est la coupe d'une colonnette musculaire, c'est-à-dire qu'il correspond à un faisceau de fibrilles (2). Il admet avec

(1) ROLLETT : loc. cit., p. 82.

(2) « Die Fibrillen sind gruppenweise zu strang- band- oder röhrenformigen Bündel zusammengeordnet und oft erscheinen auch noch diese Bündel (Muskelsäulchen) wieder zu grösseren Gruppen geordnet. » Loc. cit., Theil I, p. 82.

Retzius que la strie transversale, les disques accessoires et la strie de Hensen correspondent à un réseau transversal, et que les granulations que l'on trouve à ce niveau ne sont que la coupe optique des trabécules transversales (1). En outre, ces granulations seraient réunies les unes aux autres, suivant l'axe longitudinal du muscle, par de fines *membranes* (zarte Häutchen) dont les trabécules longitudinales représenteraient la coupe optique (2). Enfin, à ses yeux, la substance qui reste incolore après l'action du chlorure d'or, et qui se trouve située entre les trabécules longitudinales, est la substance propre des colonnettes musculaires.

Malgré toute l'estime que nous professons pour un observateur aussi sagace et aussi consciencieux que Rollett, nous ne pouvons accepter ses conclusions. Nous croyons que le savant de Vienne n'a pas tenu assez compte de l'*action chimique* des réactifs employés. En appliquant l'acide chlorhydrique sur un muscle fixé quelques heures par l'alcool, Rollett n'a remarqué que la première action de l'acide, c'est à-dire le gonflement de la bande obscure; cependant, après quelques minutes d'action, en lavant soigneusement la préparation, on observe une action bien plus profonde. Rollett s'est assuré que, pour avoir de bons résultats avec l'acide chlorhydrique, on ne peut pas laisser séjourner le muscle dans l'alcool plus de 24 heures; mais l'idée ne lui est pas venue de rechercher *pourquoi* l'action prolongée de l'alcool entrave celle de l'acide. Enfin, malgré qu'il ait constaté que les images obtenues par le chlorure d'or, après l'action préalable d'un acide, diffèrent entièrement de celles que l'on obtient quand on soumet les fibres vivantes *directement* à l'action de ce chlorure, il n'a pas recherché non plus *pourquoi* la présence d'un acide pouvait exercer une influence si rigoureuse et si constante sur les résultats obtenus.

S'il s'était rappelé : *a*) que les acides dilués dissolvent les substances albuminoïdes; *b*) que l'alcool les coagule, et que cette coagulation est d'autant plus stable que l'action de l'alcool a été plus prolongée; *c*) que les sels métalliques, tels que le chlorure d'or, coagulent aussi les albuminoïdes, il aurait, sans aucun doute, formulé des conclusions identiques aux nôtres, à savoir :

(1) « Ich pflichte Retzius volkommen bei wenn er die Körner seiner Körnerreihen als optische Querschnitte der Fäden seiner Querfadennetz ansieht .... » Ibid., p. 127.

(2) « Ich glaube wie Retzius dass diese Balken in der Längenrichtung des Muskels durch zarte Häutchen mit einander verbunden sind als deren optische Querschnitte sieh ich die Verbindungsfäden der auf dem Längschnitte des Muskels sichtbaren Knotenreihen an. » Ibid, p. 128.

1° Il existe dans la fibre musculaire striée de la grenouille une substance réfractaire aux réactifs dissolvants; cette substance y affecte la forme d'un réseau.

2° En dehors de ce réticulum, il existe dans ces mêmes fibres un second élément, soluble dans les acides et les alcalis dilués.

3° L'alcool coagule cette seconde substance. Si son action n'a duré que quelques heures, elle se dissout encore dans les acides et les alcalis dilués, après gonflement préalable.

4° Par la méthode ordinaire au chlorure d'or, on obtient des images identiques, à part la coloration, à celles fournies par les acides. En effet, avant d'employer le chlorure d'or, on soumet le muscle vivant à l'action d'un acide dilué qui dissout l'enchylème myosique, et ne laisse dans la fibre que le réticulum musculaire; celui-ci restera donc seul pour réduire le chlorure d'or.

5° Si, au contraire, on soumet le muscle vivant à l'action *directe* de ce sel, les images obtenues sont différentes, parce que le chlorure d'or exerce alors à la fois son action sur les deux éléments constitutifs du muscle.

D'ailleurs l'interprétation donnée par ROLLETT nous semble en contradiction avec les images qu'il a eues lui-même devant les yeux, et dont les figures qui accompagnent son travail sont la copie fidèle.

A la page 98 de son mémoire, ROLLETT admet que la strie transversale (Zwischenscheibe ou Schichte Z de cet auteur) est formée de granulations obscures placées régulièrement les unes à côté des autres. Ces granulations appartiennent aux fibrilles, et les parties claires qui les séparent correspondent au sarcoplasme; car la strie transversale, comme toute strie d'ailleurs, est formée de deux éléments : des segments fibrillaires et du sarcoplasme(1). Ainsi, d'après lui, les granulations de la strie transversale appartiennent à la substance fibrillaire; en effet, lorsqu'on divise en fibrilles un muscle fixé par l'alcool, on voit que chacune d'elles est formée par une succession régulière des éléments charnus de la bande obscure et des granulations de la strie transversale. Mais sur les FIG. 24, 25 et 27 de ROLLETT, (identiques à nos FIG. **6**, **7**, **8**, **21** et **22**), qui ne représentent, d'après lui, que le sarcoplasme, on retrouve les mêmes granulations. Ces éléments ne peuvent cependant pas appartenir à la fois aux fibrilles et au sarcoplasme.

(1) Voici comment ROLLETT s'exprime : « die Schichte Z (sogenannte Zwischenscheibe), fig. 6, besteht aus regelmässig neben einander liegenden dunklen Körnern. Die der Länge nach zwischen diesen Körnern vorhandenen hellen Durchgänge entsprechen dem zwischen der Fibrillensubstanz sich einscheibenden Sarkoplasma; wie jede andere Schichte der Muskelfaser entspricht auch die Scheibe Z nur Fibrillengliedern zwischen denen Sarkoplasma vorhanden ist. » Loc. cit, p. 98.

Ou bien elles font partie constitutive du sarcoplasme, comme les figures précitées de Rollett le montrent; les granulations de la strie transversale du muscle intact (fig. 6 de Rollett) appartiennent donc au sarcoplasme. Mais alors, d'où viennent les granulations qui entrent dans la constitution des fibrilles?

Ou bien ces granulations appartiennent aux fibrilles. Dans cette hypothèse, d'où viennent celles du sarcoplasme?

Nous prévoyons une objection : la strie transversale n'est-elle pas formée par une succession de granulations appartenant alternativement au sarcoplasme et à la substance fibrillaire? On pourrait alors admettre que ce sont tantôt les unes et tantôt les autres qui sont représentées dans les figures de Rollett. Il n'en est pas ainsi. Les fibres musculaires traitées par l'alcool montrent clairement que la partie du sarcoplasme, située entre deux épaississements de la strie transversale, ne représente pas une granulation, mais une véritable trabécule. En outre, comment les trabécules longitudinales du sarcoplasme de Rollett, si nettement visibles après l'action du chlorure d'or, ne se retrouvent-elles pas entre les fibrilles d'un muscle traité par les réactifs coagulants, alors qu'on voit manifestement la partie de la strie transversale qui va d'une granulation à l'autre? S'il existait réellement entre les bâtonnets musculaires de la bande obscure une partie du sarcoplasme de Rollett, on devrait pouvoir la mettre en évidence par un des nombreux réactifs dont dispose la technique microscopique. Or, nous avons vu qu'il n'existe là qu'un liquide amorphe.

Dans son travail sur les muscles de la grenouille, Bremer a annoncé le premier que les éléments charnus se colorent par le chlorure d'or. Nous avons dit plus haut que ce sont probablement les granulations de la strie transversale que cet auteur a prises pour les bâtonnets musculaires, car il place à leur niveau le réseau transversal. Nous croyons avoir prouvé dans notre premier travail que les bâtonnets musculaires sont sensibles au chlorure d'or au même degré que le réseau; pour s'en convaincre il suffit de soumettre des muscles frais à l'action directe du chlorure d'or, sans les mettre en contact avec un réactif acide. Or, en présence du fait annoncé par Bremer, Rollett se pose les questions suivantes : « Was ist aber dann die ganz respectable Substanz des Muskels, die sich mit Gold nicht färbt? Was sind die dann noch durch diese Substanz ziehenden feineren mit Gold gefärbten Netze(1)? » Nous avons déjà répondu à la seconde question;

(1) Rollett : loc. cit., p. 123.

nous avons montré en effet que le second réseau de BREMER n'existe pas. Quant à la première, la réponse est facile; elle se dégage nettement des faits rélatés plus haut. Le chlorure d'or, mis en contact avec une fibre musculaire vivante, commence par coaguler les substances albuminoïdes qui s'y trouvent en solution; comme avec les réactifs durcissants, cette coagulation se fera autour des trabécules du réseau. Ensuite, le sel d'or est réduit à la fois et par le réticulum et par les albuminoïdes coagulés. Toute la partie du muscle qui reste incolore, correspond donc à la partie des mailles du réseau occupée par le liquide de l'enchylème. Telle est la véritable interprétation des phénomènes. D'où viendraient les épaississements qui apparaissent sur les trabécules longitudinales du sarcoplasme, lorsque, au lieu de suivre la méthode ordinaire du chlorure d'or (1), on soumet les muscles directement à l'action de ce sel, s'il était vrai que le sarcoplasme seul se colore et que la partie restée incolore correspond exclusivement à la substance fibrillaire, comme ROLLET l'admet (2) avec RETZIUS, MELLAND et MARSHALL?

II. *Triton cristatus.*

Nous avons soumis à l'étude, concurremment avec ceux de la grenouille, les muscles de divers autres batraciens, en particulier ceux du *Triton cristatus*. Cette étude nous a conduit aux mêmes résultats. Nos FIG. **23** et **24** représentent l'aspect des muscles de triton à l'état vivant. La strie transversale y est granuleuse; la bande obscure, matte et homogène dans toute son étendue, comme dans la FIG. **23**, peut aussi être divisée en deux demi-bandes (Querscheiben) par une ligne plus claire, ou *strie de Hensen*, FIG. **24**. La strie transversale seule est monoréfringente, FIG. **23'**.

Sous l'action de l'alcool, les substances albuminoïdes qui se trouvent en solution dans l'enchylème myosique se coagulent autour des trabécules longitudinales du réticulum, et transforment ces filaments minces et délicats en gros bâtonnets fusiformes, FIG. **26**. L'ensemble des bâtonnets placés à un même niveau constitue une bande obscure; chacune de ces bandes est

(1) Voir plus haut, p. 273.

(2) Voici comment s'exprime ROLLETT : « die helle Substanz, welche in Säure- und Goldbilden auf dem Längschnitte des Muskels eingelagert erscheint zwischen die scheinbaren in regelmässige Abstanden zu Knoten angeschwollene, parallel neben einander in der Langrichtung des Muskels laufenden Fäden, ist dann offenbar die Substanz der Muskelsäulchen. » Ibid., loc. cit., p. 128

séparée de la bande voisine par la bande claire et par la strie d'Amici. De fins filaments longitudinaux traversent la bande claire et relient les extrémités des bâtonnets aux épaississements de la strie transversale. A la lumière polarisée, les bâtonnets musculaires brillent au milieu du champ obscur; ils sont donc seuls biréfringents ou anisotropes, FIG. **26'**.

La potasse à 1/2 0/0, appliquée sur ces muscles fixés, l'acide chlorhydrique à 2 0/00, l'acide acétique dilué, le jus de citron, etc. mis en contact avec les cellules musculaires vivantes, dissolvent les substances albuminoïdes de l'enchylème et laissent intact le réticulum plastinien, FIG. **27**. Examiné à la lumière polarisée ce réticulum est isotrope ou monoréfringent.

Les noyaux des fibres musculaires striées du *Triton cristatus* sont plus volumineux que ceux de la grenouille; ils ont une forme ovoïde et sont riches en nucléine. Ils renferment un filament nucléinien très fourni, irrégulier et bosselé, dont nous avons représenté les anses parallèles dans notre FIG. **25**. Ces noyaux sont moins nombreux que dans les muscles de la grenouille; ils occupent une position variable, soit sous le sarcolemme, soit dans les profondeurs de la partie striée. Nous ne les avons jamais rencontrés en série, ainsi que cela se voit chez la grenouille. Quelquefois on trouve deux noyaux placés très près l'un de l'autre, comme ceux de la FIG. **25**. Nous n'avons pas constaté sur le triton les modifications profondes de forme et de constitution que ces éléments subissent dans les muscles de la grenouille.

A part le nombre et la forme des noyaux, les fibres musculaires striées du triton ont donc une structure identique à celles de la grenouille; il serait superflu de nous y arrêter davantage.

CHAPITRE SECOND.

I. Muscles des Poissons.

La littérature scientifique est pauvre en travaux qui s'occupent d'une manière spéciale de l'histologie des poissons; aussi nos connaissances sur la structure intime de leurs fibres musculaires sont-elles très restreintes. C'est pourquoi, après avoir étudié la cellule musculaire striée des arthropodes et des batraciens, il nous a paru utile de rechercher si l'on retrouverait la même organisation dans les éléments contractiles des poissons. Le cyprin, la tanche, le brochet, l'anguille, la lamproie, le poisson rouge, la vive, la raie et le syngnathe nous ont servi comme objets d'étude. Pour éviter de continuelles redites, nous décrirons en même temps la fibre musculaire striée de tous ces animaux.

1° *Examen du muscle à l'état vivant.*

Examinée à la lumière ordinaire, la fibre musculaire striée des poissons présente un aspect tout à fait particulier. On ne retrouve pas ici cette succession régulière de bandes claires et de bandes obscures si caractéristique chez les autres animaux; car le fond brillant de la bande claire y fait complétement défaut, de sorte que la bande obscure touche directement les stries transversales. Celles-ci se présentent comme des lignes obscures et granuleuses, divisant la fibre en bandes transversales mattes et homogènes, FIG. **28**.

A la lumière polarisée toute la fibre est brillante, lorsque les nicols sont croisés, à l'exception des stries transversales, FIG. **28'**.

Lorsqu'on prolonge quelque temps l'examen de la fibre vivante dans son propre plasma, on remarque dans certaines cellules des modifications intéressantes. La strie transversale devient d'abord plus nettement granuleuse; puis la bande obscure perd son aspect homogène. On y voit en effet apparaître des lignes longitudinales assez épaisses, placées à égale distance les unes des autres et se terminant dans les granulations de la strie. Le réticulum musculaire s'accentue donc sur la fibre légèrement altérée, sans

doute à la suite d'une modification survenue dans l'indice de réfraction de l'enchylème myosique, FIG. **29**. A l'appareil de polarisation ces nouvelles lignes restent obscures après l'entrecroisement des nicols.

2° *Action des réactifs dissolvants et des réactifs durcissants.*

Quand on dissocie sur le porte-objets des muscles traités pendant 5 à 10 minutes par le jus de citron filtré, puis soigneusement lavés, on trouve dans la préparation un grand nombre de fibres qui ont subi la division en disques, à côté d'autres restées intactes. On a ainsi naturellement sous les yeux, à côté les unes des autres, des coupes longitudinales et des coupes transversales du réseau musculaire, et l'on peut, sans beaucoup de difficulté, parvenir à se faire une idée exacte de son organisation et de sa distribution dans la fibre vivante. Cette étude nous a fait découvrir dans les muscles de certains poissons une disposition tout à fait particulière du réticulum musculaire, se révélant à la fois sur les deux espèces de coupes, disposition qui s'écarte tellement de celle que nous avons décrite jusqu'ici que nous nous voyons obligé, pour être complet, d'en donner une description spéciale. Chez d'autres poissons nous avons trouvé un réseau musculaire analogue à celui des batraciens. Nous diviserons donc les poissons que nous avons étudiés en deux groupes, d'après la forme de réticulum que l'on observe dans leurs cellules musculaires.

L'anguille, la raie et la lamproie appartiennent au premier de ces groupes. Comme nos FIG. **33**, **39** et **57** le montrent, le réseau qui existe au niveau de la strie transversale dans leurs fibres musculaires est presque identique à celui de la grenouille; les mailles sont toutes polygonales et circonscrites par de fines trabécules. Aux points de jonction de ces dernières, on trouve de légers épaississements. Il en est de même pour le réseau que présentent les coupes optiques longitudinales : témoins la FIG. **31** pour la lamproie, et la FIG. **37** pour l'anguille. On trouve même dans ce réseau l'épaississement de la trabécule longitudinale qui donne naissance à la strie de HENSEN, FIG. **31**.

Sous l'action des réactifs coagulants ces cellules musculaires se comportent comme celles des batraciens. Les bandes obscures y sont alors formées de bâtonnets musculaires, soit homogènes, FIG. **32** et **36**, soit en forme de biscuit, FIG. **30**. Ces bâtonnets et, dans la fibre examinée, les épaississements de la strie transversale sont seuls actifs à l'appareil de polarisation, FIG. **32'**.

Les fibres musculaires du cyprin, de la tanche, du brochet et du poisson rouge forment le second groupe. Pour nous faire une idée de la disposition de leur réseau musculaire, nous en étudierons successivement les coupes transversales et les coupes longitudinales.

Coupes transversales. Dans une préparation bien dissociée on trouve un grand nombre de disques à plat dans le champ du microscope. Le réseau qu'ils présentent est éminemment variable, et varie souvent d'un disque à l'autre. Nous avons essayé de rendre dans les FIG. **38**, **45**, **46** et **48** les formes les plus ordinaires de ce réseau transversal. La plus simple est celle de la FIG. **38**; tous les champs de COHNHEIM sont polygonaux comme dans les muscles de la lamproie, de la raie et de l'anguille, les mailles périphériques seules possèdent une forme plus rectangulaire, et ont une tendance à prendre une disposition rayonnante par rapport à l'axe du disque. La forme la plus compliquée est celle de la FIG. **46**. Dans ce disque, plus rien ne rappelle les champs de COHNHEIM, tels que nous les avons vus partout ailleurs. Le centre du disque est occupé par une figure étoilée, dont les branches, en nombre variable, s'étendent jusque près du sarcolemme. Ces branches sont formées de granulations brillantes, reliées les unes aux autres par des trabécules transversales. De chacune de ces granulations on voit partir vers les deux faces voisines du disque une trabécule assez forte, irrégulière et noueuse, qui va se terminer vers le sarcolemme soit directement, soit après s'être anastomosée avec une trabécule voisine, ou avoir émis sur son trajet une ou deux bifurcations. Aux points où se font les anastomoses ou les bifurcations se trouvent des granulations brillantes identiques à celles qui occupent le centre du disque. Les trabécules circonscrivent des mailles allongées et étroites, présentant sur ces coupes transversales une disposition rayonnante semblable à celle des trabécules limitantes. Ces mailles correspondent aux champs de COHNHEIM.

A côté de ces deux espèces de disques, on en trouve d'autres dont le réseau transversal possède à la fois les caractères des deux premiers. La FIG. **48** reproduit l'image fournie par un tel disque; le centre est occupé par des mailles polygonales; tandis qu'à la périphérie on remarque la disposition radiaire de la figure précédente. Enfin, le réseau de la FIG. **45** offre un arrangement tout différent de ceux que nous venons de décrire. Il rappelle à s'y méprendre la coupe transversale des fibres musculaires de dytique, que nous avons représentée dans la FIG. **79** de notre premier mémoire.

La disposition particulière des champs de Cohnheim a déjà été signalée par Emery sur les muscles des poissons (1). Cet auteur a fait des coupes transversales dans les muscles de quelques téléostéens et il a signalé, comme un fait général de la structure intime des cellules musculaires des poissons, la forme et la disposition particulière des champs de Cohnheim, tels que nous les avons représentés dans notre fig. **46**. Nos recherches n'ont pas été assez étendues pour décider si cette structure se trouve dans tous les téléostéens, mais nos fig. **33**, **39** et **57** prouvent à l'évidence que, contrairement au fait annoncé par Emery, cette structure n'appartient pas à tous les poissons puisque les fibres musculaires de la lamproie, de l'anguille et de la raie montrent une disposition différente dans les mailles de leur réseau transversal. Emery semble aussi affirmer dans sa courte notice que les images, analogues à celle de notre fig. **46**, sont de loin les plus fréquentes; il signale cependant sur quelques fibres l'existence d'un amas granuleux au centre de la coupe transversale. Nous croyons que, dans ces cas, ce savant a eu sous les yeux nos fig. **38** et **48**, mais qu'il n'a pu se rendre compte de la forme et de la disposition des mailles, parce qu'il n'a employé que des matériaux fixés par l'alcool. Dans nos préparations nous avons rencontré ces images aussi souvent que celle de la fig. **46**. Pour Emery, chaque maille représente une bande longitudinale de fibrilles primitives, c'est-à-dire une forme spéciale de colonnette musculaire.

Si l'on examine des coupes transversales faites dans des muscles congelés, ou bien des coupes optiques transversales qui se présentent parfois accidentellement dans une préparation de muscle vivant, on voit que toutes ces mailles sont occupées par une substance matte et homogène. Le réseau transversal n'est représenté que par l'espace que sépare ces masses homogènes. Une goutte d'acide chlorhydrique dilué fait disparaître cette substance de remplissage et met en évidence les trabécules du réseau.

Coupes longitudinales. On constate, dans les images fournies par les coupes optiques longitudinales, la même diversité que pour le réseau transversal; mais l'étude en est beaucoup plus difficile, par suite du rapprochement considérable des stries transversales. Ce rapprochement est tel dans certaines fibres, qu'il est difficile de débrouiller d'une manière certaine leur structure. N'était la connaissance de la disposition du réseau transversal, basée sur l'étude des muscles et de leurs disques chez les arthropodes et les autres

(1) Emery : *Sur la structure des fibres musculaires striées de quelques vertébrés*; Arch. italiennes de Biologie, t. II, p. 133-134, 1882.

vertébrés, on acquerrait difficilement par l'observation l'assurance que ce réseau existe au niveau de chaque strie transversale, et n'existe que là.

Une première chose qui frappe dans certaines fibres intactes, c'est l'épaisseur des stries longitudinales et l'absence apparente de stries transversales. De plus, les stries longitudinales persistent quand on abaisse la vis micrométrique. En parcourant la préparation on trouve quelquefois, à l'extrémité de ces fibres, un disque qui est sur le point de s'en détacher, ou qui se trouve déjà à plat dans le champ du microscope. Le réseau transversal qu'il présente est analogue à ceux de la FIG. **48**; chaque strie longitudinale correspond à une trabécule rayonnante du réseau transversal. Vu la persistance des stries longitudinales pendant les mouvements de la vis, il se présente naturellement à l'esprit de supposer dans ces muscles l'existence de véritables lamelles, étendues du centre à la périphérie et divisant toute la fibre en un grand nombre de cases étroites, allongées et s'étendant d'un bout de la cellule musculaire à l'autre. Dans ce cas, on devrait regarder avec KRAUSE chaque strie longitudinale du muscle et chaque trabécule transversale du disque comme la coupe optique de membranes. La substance qui remplit ces cases serait disposée aussi en lamelles et, en la considérant avec tous les auteurs comme la substance fibrillaire, on pourrait affirmer à la suite d'EMERY : « dans les faisceaux primitifs des poissons, les fibrilles primitives sont groupées en lames longitudinales disposées sur la section transversale avec plus ou moins de régularité comme des rayons partant de la circonférence et se dirigeant vers le centre. » La structure de la fibre musculaire striée des poissons serait donc complétement différente de celle des arthropodes et des autres vertébrés.

Mais lorsqu'on examine attentivement ces fibres en faisant mouvoir la vis micrométrique, leur aspect se modifie. En relevant le tube du microscope, de manière à ne mettre au foyer que la surface externe du muscle, les stries longitudinales ne se présentent plus comme des lignes continues, mais comme des rangées de granulations brillantes et réfringentes. Chacune d'elles est nettement limitée et indépendante des granulations voisines, FIG. **44**. Quelquefois sur des morceaux de fibres, les stries longitudinales ont été écartées plus ou moins l'une de l'autre, par suite de la dissociation; on voit alors partir manifestement de chacun de leurs points vers la profondeur du muscle, une trabécule rayonnante que l'on peut poursuivre sur un certain trajet en pressant la vis micrométrique. Nous avons représenté ce détail dans la FIG. **55**. Les stries longitudinales ne peuvent donc

correspondre à des membranes. D'un autre côté, en abaissant fortement le tube du microscope, l'aspect granuleux des stries longitudinales persiste, et l'on voit survenir entre celles-ci une striation transversale fine et serrée. Chaque strie transversale correspond à une granulation des stries longitudinales et représente le réseau des disques. Lorsque la coupe optique passe par l'axe même de la fibre, on voit que les stries longitudinales n'existent pas tout près du sarcolemme; elles manquent sur une étendue plus ou moins grande, suivant les fibres, FIG. **43** et **56**. A ces endroits on retrouve, comme nos figures le montrent, les mailles périphériques que nous avons décrites sur les coupes transversales. Les trabécules qui les limitent sont irrégulières et présentent un certain nombre de petites nodosités analogues à celles du réseau transversal. Au commencement de nos recherches nous pensions que ces nodosités auraient pu être l'indice d'une striation longitudinale plus fine et plus délicate. Malgré tous nos soins, nous ne sommes pas parvenu à voir les traces évidentes d'une pareille striation. Aussi, croyons-nous que la striation longitudinale n'existe pas à la périphérie de ces fibres musculaires. Quand lesmailles marginales sont très longues, on y observe quelquefois une ou deux stries longitudinales identiques à celles du milieu, FIG. **56**, c'est-à-dire formées par une série d'épaississements reliés par des trabécules. Les coupes transversales de ces fibres indiquent que ces épaississements correspondent aux points de bifurcation des trabécules rayonnantes.

Pour se figurer la disposition du réticulum musculaire dans ces fibres, il suffit de placer, à une certaine distance, les uns au-dessus des autres, des disques analogues à celui de la FIG. **48**, de telle façon que les trabécules rayonnantes de ces réseaux superposés se correspondent.

Une fibre ainsi constituée donnera, suivant les diverses positions du foyer de la lentille, les images que nous venons de décrire. Si on ne met au point que sa surface externe, on ne verra que la coupe des trabécules rayonnantes; en outre, comme celles-ci sont placées les unes au-dessus des autres, les granulations qui les représentent seront disposées en séries linéaires longitudinales et transversales, FIG. **44**. Abaisse-t-on alors le tube du microscope, ces granulations persistent, parce que les trabécules s'étendent très loin dans la fibre; de plus, elles semblent se fusionner plus ou moins, de manière à produire des stries longitudinales granuleuses, parce que les stries transversales sont trés rapprochées les unes des autres. Entre deux disques voisins il existe d'ailleurs un certain nombre de trabécules longitudinales disséminées çà et là. Enfin, à un certain niveau, on rencontrera

les stries transversales; en effet, dans la plupart des fibres, le centre des disques est occupé par un réseau ordinaire à mailles polygonales, FIG. **38** et **48**, et l'ensemble de ces trabécules transversales produira une strie, comme dans les muscles des batraciens. Que si ce réseau irrégulier n'existe pas dans les disques, comme dans les FIG. **45** et **46**, on n'y rencontre pas moins, à une certaine profondeur de la fibre, les trabécules transversales qui forment les branches de la figure étoilée, et ces trabécules doivent nécessairement donner lieu à des stries transversales.

L'aspect des disques est donc des plus variables.

Faut-il considérer les différents réseaux qu'ils présentent comme appartenant à des fibres distinctes; ou bien ne peut-on pas admettre que le réseau qui existe au niveau de la strie transversale peut varier dans certaines limites aux divers endroits d'une même fibre? Cette question nous a paru difficile à résoudre, mais nous inclinons vers la seconde hypothèse. Nous avons souvent observé sur les coupes transversales de muscles congelés que les fibres de même volume présentent généralement le même réseau. Ainsi, les cellules musculaires les plus volumineuses du poisson rouge avaient toutes, sur les coupes transversales, une disposition réticulée analogue à celle qui est dessinée dans la FIG. **48**,*a*. Le centre du disque est rempli par un réseau irrégulier, tandis que la périphérie est occupée par des mailles allongées et rayonnantes. Au fur et à mesure que le diamètre de la fibre diminue, le réseau irrégulier central disparaît, et, à la fin, on n'y trouve plus que les mailles radiales, FIG. **48**,*b*,*c* et **46**. Ces faits nous portent à croire que la partie centrale d'une fibre musculaire de poisson est occupée par un réticulum semblable à celui qui forme toute la fibre dans les muscles des batraciens; tandis que la couche périphérique est formée par les mailles d'une disposition particulière. Si le disque provient de la partie médiane de la cellule musculaire, le réseau qu'il présente sera celui des FIG. **38** ou **48**. Si au contraire il provient d'un endroit voisin des extrémités, l'ordonnance du réseau sera différente; les mailles seront analogues à celles de la FIG. **46**.

La disposition toute spéciale du réticulum plastinien rend aisément compte de l'aspect particulier de la fibre vivante chez les poissons. Les cellules musculaires des arthropodes et des batraciens présentent alternativement des bandes claires et des bandes obscures, et le fond brillant des premières est dû à un phénomène de réflexion des rayons lumineux sur les trabécules du réseau transversal. Ces trabécules y sont, en effet, si nombreuses et si serrées qu'elles forment par leur ensemble une membrane

transversale presque complète, sur laquelle les rayons lumineux obliques sont réfléchis et dispersés. Cette bande claire fait défaut dans les muscles de certains poissons, FIG. **28**, probablement parce que, au niveau de la strie transversale, les mailles sont trop grandes, le réseau trop pauvre en trabécules pour s'opposer au trajet des rayons lumineux qui tombent obliquement sur ses faces latérales.

Cette forme spéciale du réseau musculaire explique aussi les modifications rapides qui surviennent dans le muscle frais. En effet, le rapprochement considérable des stries transversales et la disposition particulière des trabécules rayonnantes de ces différents réseaux les unes au-dessus des autres, de manière à produire les stries longitudinales et transversales, accumulent au niveau de ces stries toute la substance du réticulum. Aussi, la moindre altération survenue dans l'indice de réfraction de la substance qui occupe les mailles rompt-elle l'équilibre existant sur le frais entre les deux éléments constitutifs, FIG. **29**.

A côté de ces fibres musculaires, on en trouve d'autres qui présentent des stries longitudinales et transversales manifestes, formant un réseau analogue à celui des cellules musculaires de la lamproie et de l'anguille. Parmi celles qui présentent un tel réseau, on trouve encore une grande variété dans la forme des mailles et l'épaisseur des trabécules limitantes; témoins les FIG. **40**, **41** et **42** qui ont été prises dans une même préparation de fibres musculaires de cyprin.

Les fibres musculaires striées des poissons possèdent donc un réticulum d'une forme particulière, mais jouissant, vis-à-vis des réactifs digestifs ordinaires, des mêmes propriétés que celui que nous avons décrit chez les batraciens. En même temps, les mailles de ce réseau sont occupées par une substance de remplissage, soluble dans les mêmes réactifs et biréfringente à la lumière polarisée, c'est-à-dire par un *enchylème myosique* que l'on peut identifier à celui des batraciens.

Il nous reste à examiner comment ces deux éléments constitutifs se comportent vis-à-vis des réactifs coagulants. Les albuminoïdes en solution dans l'enchylème myosique doivent nécessairement se coaguler sous l'action de l'alcool; mais où se fait cette coagulation?

Lorsque le réseau musculaire a la disposition ordinaire, FIG. **34**, la coagulation s'effectue comme chez les batraciens, c'est-à-dire autour des trabécules longitudinales du réseau, et la bande obscure présente les bâtonnets musculaires. Il en est ainsi pour la fibre musculaire du brochet, représentée dans la FIG. **35**.

Certaines fibres musculaires du cyprin, de la tanche et du poisson rouge se comportent tout autrement. Nous avons dessiné dans la FIG. **47** l'aspect que l'on rencontre le plus souvent après l'action de l'alcool. Cette figure ne présente que des stries longitudinales et transversales, sans traces de bâtonnets. A l'appareil de polarisation, tout est brillant quand les nicols sont croisés, à l'exception de ces stries. Ce qui augmente encore la difficulté de cette étude, c'est que les fibres ne présentent jamais la division en fibrilles. L'enchylème myosique se coagule-t-il sur place, dans les mailles même du réseau, comme tendrait à le faire admettre l'aspect à la lumière polarisée; ou bien cette coagulation se fait-elle autour des trabécules rayonnantes du réseau transversal? Nous n'avons pu décider cette question par l'examen des muscles que nous avons étudiés. Il est probable que la dernière hypothèse se rapproche le plus de la vérité; en effet, les trabécules longitudinales sont peu nombreuses dans beaucoup de ces fibres, et elles sont très courtes, vu le rapprochement considérable des stries transversales.

C'est là d'ailleurs un détail accessoire dans l'étude de la structure intime des cellules musculaires de ces poissons. Le point capital que nous croyons avoir établi est celui-ci : il existe dans ces muscles, comme dans ceux des arthropodes et des batraciens, deux éléments constitutifs, un réticulum et un enchylème, et ces deux éléments jouissent partout des mêmes propriétés.

Les noyaux des fibres musculaires des poissons sont pour la plupart situés sous le sarcolemme, et en contact direct avec la partie striée; ils ne sont donc pas entourés de protoplasme. Leur forme est allongée; on y distingue toujours quelques granulations brillantes, sensibles au vert de méthyle. L'exiguité de la plupart de ces noyaux ne permet pas d'y établir d'une manière certaine la manière d'être de l'élément nucléinien et la forme sous laquelle il se présente. Nous avons cependant trouvé dans les cellules musculaires de la tanche et du cyprin des noyaux ovalaires renfermant un filament nucléinien continu. Les anses de ce filament sont appliquées sur la face interne de la membrane nucléaire, de manière à donner des images identiques à celles de la FIG. **10**.

Nous avons constaté, avec LEYDIG et d'autres auteurs, que la tunique musculaire de l'intestin de la tanche est composée de fibres musculaires striées. Elles y sont disposées en deux couches, une externe longitudinale et une interne circulaire. Leur constitution est identique à celle des fibres musculaires de la lamproie; elles sont formées d'un réticulum plastinien FIG. **52**, et d'un enchylème myosique. Celui-ci, sous l'action des réactifs

durcissants, se coagule autour des trabécules longitudinales du réseau, FIG. 51.

Les FIG. 49 et 50 représentent deux formes de réticulum, que nous avons obtenues après l'action de la potasse à 1 o/o sur les muscles de vive, fixés pendant un jour par l'alcool. Comme ces figures le montrent, le réseau est identique à celui de quelques autres poissons, FIG. 34, 37, etc.

Quant aux muscles du syngnathe, nous avons pu les étudier seulement sur des matériaux fixés pendant plusieurs semaines dans l'alcool, et qui nous avaient été obligeamment rapportés de Concarneau par notre ami le Dr GEDOELST. Les FIG. 53, 54 et 54' indiquent l'aspect de ces muscles à la lumière ordinaire et à l'appareil de polarisation. N'ayant pu les soumettre à l'action des dissolvants, nous ne connaissons pas la disposition du réticulum à leur intérieur. Mais la comparaison de ces figures avec d'autres permet, croyons-nous, d'identifier leur structure avec celle des batraciens.

II. Muscles des Reptiles.

La tortue, l'orvet et le lézard nous ont servi pour nos recherches sur la structure musculaire des reptiles.

L'examen du muscle vivant nous a donné des figures identiques à celles fournies par les fibres musculaires de la grenouille. La cellule striée de ces reptiles présente une succession régulière de bandes claires et de bandes obscures; celles-ci montrent quelquefois la strie de HENSEN; celles-là sont toujours traversées en leur milieu par une ligne obscure, la strie transversale. A la lumière polarisée la strie transversale seule est monoréfringente ou isotrope.

L'alcool et l'acide chromique transforment chaque bande obscure en un faisceau de bâtonnets musculaires indépendants les uns des autres, mais reliés aux épaississements de la strie transversale par de fins filaments longitudinaux, FIG. 58, 60 et 64. La strie transversale devient irrégulière et granuleuse; le liséré clair qui la borde de chaque côté est traversé par une série de filaments longitudinaux, minces et délicats, qui relient l'extrémité des bâtonnets aux épaississements. Examinées à la lumière polarisée ces cellules musculaires présentent de larges bandes obscures, correspondant à la strie transversale et à toute la bande claire; les bâtonnets musculaires sont brillants, ils sont seuls biréfringents ou anisotropes, FIG. 60'.

Après l'action des réactifs dissolvants, toute la fibre est réduite à un réticulum identique à celui que nous avons signalé chez la grenouille. FIG. 59 et 61. La division en disques se fait aussi au milieu de la bande obscure; lorsque ces disques tombent à plat ils montrent les champs de COHNHEIM. Ce réseau est plus serré que celui de la grenouille, FIG. 63.

Les noyaux n'ont pas de position déterminée; quelques-uns sont situés directement sous le sarcolemme, le plus grand nombre se trouvent éparpillés à des endroits variables dans la partie striée. Ils ont une forme allongée et étroite, et un aspect granuleux; ils sont généralement trop petits pour qu'on puisse y étudier avec fruit la disposition de l'élément chromatique.

III. Muscles des Oiseaux.

L'examen du muscle vivant, du muscle fixé par les réactifs durcissants, ou soumis à l'action des réactifs digestifs, chez le pigeon, le moineau, l'hirondelle et le faucon, nous a dévoilé dans ces éléments une structure identique à celle que nous avons décrite pour les batraciens, les poissons et les reptiles. Un coup d'œil jeté sur les FIG. 66, 68 et 70, PL. III, qui représentent des muscles fixés par l'alcool ou par l'acide chromique, et sur les FIG. 65, 67, 69 et 71, qui rendent les images obtenues par les réactifs dissolvants, le prouvera suffisamment. Le réticulum plastinien est réfractaire aux digestifs ordinaires, il est isotrope ou monoréfringent. L'enchyléme myosique seul est biréfringent. Il communique cette propriété à toute la bande obscure de la fibre vivante, et aux bâtonnets musculaires dans les cellules traitées par un réactif coagulant.

IV. Muscles des Mammifères.

Pour terminer cette étude nous avons enfin examiné les fibres musculaires striées de quelques mammifères : bœuf, porc, mouton, vache, veau, cheval, rat, souris et chauve-souris. Pour faire connaître leur structure nous devrions répéter encore une fois tout ce que nous avons écrit dans les pages précédentes. Nous préférons renvoyer le lecteur aux figures qui accompagnent ce mémoire, elles prouveront mieux que toute description l'identité absolue qui existe, au point de vue de la structure intime, entre les cellules

musculaires striées de tous les vertébrés. Ainsi, les FIG. **73**, **74**, **76**, **79**, **80**, **81**, **83**, **84**, **86**, **88** et **89** donnent une idée de la disposition du réticulum musculaire sur des coupes optiques longitudinales et transversales, tandis que les FIG. **72**, **75**, **77**, **78**, **82**, **85** et **87** représentent ces mêmes fibres après l'action des réactifs coagulants à la lumière ordinaire et à la lumière polarisée.

Ayant eu à notre disposition des muscles humains vivants d'un amputé et ceux d'un embryon de huit mois, nous avons tenu à les soumettre à l'action de l'alcool, FIG. **90** et **92**, et à l'action des réactifs dissolvants, FIG. **91** et **93**.

Nous y avons également retrouvé un réticulum réfractaire et un enchylème myosique soluble, ainsi que nos figures le prouvent. Leur constitution est donc la même que celle des muscles étudiés précédemment.

Les noyaux sont situés généralement sous le sarcolemme. Nous avons étudié spécialement les noyaux des fibres musculaires de l'homme. Comme notre FIG. **93** le prouve, ces éléments sont riches en nucléine. Dans la plupart cette substance se présente en tronçons parallèles; ceux-ci ne sont que les anses visibles du filament chromatique, FIG. **93**, *a* et *b*. A côté de ces noyaux on en trouve d'autres réduits à un filament chromatique plus ou moins régulier et homogène, FIG. **93**, *c* et *d*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

La fibre musculaire striée a donc une structure identique chez tous les vertébrés.

I.

La comparaison des cellules musculaires striées des vertébrés avec celles des articulés est aisée. Leur structure intime est identique dans les deux embranchements (1). Les différences qui s'y remarquent sont tout à fait secondaires et accessoires; elles résident uniquement dans le volume et la forme des mailles, l'épaisseur des trabécules et les particularités que celles-ci peuvent présenter. Ces différences se retrouvent d'ailleurs non seulement entre les fibres musculaires des divers animaux d'un même embranchement

(1) Il est évident que nous ne parlons ici que des fibres musculaires striées des pattes des arthropodes ou des fibres musculaires ordinaires, en laissant de côté les cellules musculaires des ailes de certains insectes et autres analogues, qui ont une structure particulière. (*Voir notre Mémoire sur les arthropodes;* La Cellule, t. II, p. 397 à 410; — et, plus loin, nos remarques à propos du travail de MINGAZZINI.)

ou d'une même classe, mais aussi entre les cellules musculaires d'un même individu. La forme des mailles, le volume des épaississements de la strie transversale, l'épaisseur relative des stries longitudinales et transversales, la forme et les particularités des trabécules, tout cela varie à l'infini, au point qu'il serait difficile de trouver deux réticulums identiques. Cette grande variété dans l'aspect du réticulum ne doit pas nous étonner. Nous savons, en effet, par notre étude sur la contraction musculaire, que c'est le réticulum plastinien qui est l'élément irritable et contractile et que, dans l'examen du muscle vivant, on peut le voir affecter directement sous le microscope les dispositions les plus variées. Rien d'étonnant, dès lors, qu'après l'action des réactifs il présente des aspects souvent si différents l'un de l'autre; les réactifs n'ont pu le conserver que dans la forme qu'il présentait au moment même de leur action.

Il est cependant un détail qui a peut-être son importance, et qui mérite d'être signalé : nous n'avons jamais rencontré de disques accessoires dans les cellules musculaires des vertébrés.

II.

De l'ensemble des faits que nous avons analysés successivement dans nos deux mémoires, il résulte clairement, semble-t-il, que la fibre musculaire striée a une structure fondamentalement identique chez tous les vertébrés et tous les articulés.

Partout nous la voyons constituée de deux éléments nettement distincts l'un de l'autre; un réticulum et un enchylème, partout aussi ces deux éléments se présentent avec les mêmes caractères et jouissent des mêmes propriétés.

Le réticulum est organisé, il forme un vaste réseau qui traverse toute la fibre, et dont les mailles communiquent largement les unes avec les autres; il est réfractaire aux réactifs digestifs ordinaires; enfin il est isotrope ou monoréfringent.

L'enchylème myosique est amorphe, c'est un liquide plus ou moins pâteux, uniforme dans toute son étendue, identique dans tous ses points, mélange d'eau, de sels minéraux et de substances organiques, parmi lesquelles figurent en première ligne les albuminoïdes, et surtout la myosine. Ces albuminoïdes se coagulent sous l'action des réactifs durcissants, se dissolvent dans les réactifs digérants; de plus, ils communiquent à l'enchylème musculaire tout entier la propriété d'être sensible à la lumière polarisée : l'enchylème myosique est biréfringent ou anisotrope.

Sous l'action des réactifs coagulants, le muscle se divise souvent en fibrilles ou en disques. Ces fibrilles et ces disques ne sont pas des éléments préexistants comme tels dans la cellule musculaire, mais des *productions artificielles* dues à la rupture de certaines trabécules du réseau. Les fibrilles ne sont pas formées exclusivement par un des deux éléments constitutifs du muscle (substance fibrillaire des auteurs), pas plus que les disques de Bowman ne représentent seuls et exclusivement la substance anisotrope (Hauptsubstanz) des auteurs; mais ces deux espèces de productions artificielles renferment à la fois des parties du réticulum et des parties de l'enchylème. Les fibrilles sont formées par une série verticale de trabécules longitudinales enrobées dans un coagulum de myosine, et les disques par une rangée transversale de bâtonnets musculaires. L'espace qui sépare ces fibrilles et ces disques n'est pas occupé par une substance spéciale du muscle, *substance interfibrillaire ou unissante*. Car ces espaces sont aussi des productions artificielles occasionnées par la coagulation des albuminoïdes; ils représentent simplement la partie restée liquide de l'enchylème, mélangée au liquide conservateur employé.

Après l'action des réactifs dissolvants et après l'emploi de la méthode du chlorure d'or, on ne trouve plus dans la fibre musculaire que le réticulum plastinien, parce que l'enchylème myosique a été dissout.

Pour arriver à une connaissance exacte et complète de la structure musculaire, il faut donc avant tout étudier la fibre normale ou vivante, et comparer les résultats obtenus avec ceux qui sont fournis par les réactifs, sans jamais perdre de vue l'*action chimique* que ces derniers doivent exercer, en vertu des lois générales de la chimie, sur les substances organiques avec lesquelles ils viennent en contact.

III.

Quelques-unes de ces conclusions sont combattues par un savant italien dans un mémoire dont il a bien voulu nous faire hommage, et qui nous est parvenu pendant la correction de ces dernières pages.

D'après Mingazzini (1) il n'existe pas de réticulum plastinien dans la fibre musculaire striée. Une cellule musculaire est un faisceau de fibrilles placées parallèlement les unes à côté des autres. Chacune d'elles est formée

(1) P. Mingazzini : *Sul preteso reticolo plastinico della fibra muscolare striata*; Bulletins de la société des naturalistes de Naples, p. 24-41, 1888.

d'un tube cylindrique renfermant l'enchylème myosique. Les réactifs digestifs dissolvent cet enchylème; après leur action, les fibrilles vides restent accolées les unes aux autres et produisent, par leur ensemble, l'image du réseau que nous avons représenté dans nos figures. Pour MINGAZZINI, les trabécules constitutives de ce réseau ne sont donc pas des filaments, mais la coupe optique de membranes, chacune de ces trabécules résultant de l'accolement des parois de deux fibrilles voisines.

Sous l'action des réactifs durcissants l'enchylème myosique se coagule sur les parois des fibrilles. Cette coagulation se fait surtout dans la zone obscure et au niveau de la membrane de KRAUSE; ainsi naissent les bandes alternativement obscures et claires. De plus, les fibres musculaires subissent facilement la division en fibrilles.

Nous avons montré, dans notre mémoire sur les muscles des arthropodes, que ces fibrilles peuvent être des productions *naturelles* ou *artificielles*, suivant les fibres que l'on examine. Ainsi les éléments musculaires des ailes de certains insectes (1) sont formés de fibrilles naturelles. Quand on dissocie ce tissu musculaire soit à frais, soit après l'action des réactifs, on obtient toujours ses éléments constitutifs isolés : les fibrilles. Les fibres musculaires des pattes des arthropodes et celles des ailes de divers insectes (2) ont une structure différente : dissociées à frais ou après l'action des réactifs digestifs, elles ne se divisent jamais en fibrilles. Sous l'influence des réactifs durcissants cette division se produit, mais nous avons montré que les fibrilles qui en résultent ont une structure toute différente et qu'elles ne préexistent pas comme telles dans la fibre vivante. Pour les distinguer des premières nous les avons appelées *fibrilles accidentelles*.

Cette différence profonde de structure entre les muscles des ailes de certains insectes et ceux des pattes, jointe à l'absence fréquente du sarcolemme dans les premiers, a été observée et décrite avant nous par CIACCIO et VON LIMBECK (3). Dans son dernier travail sur la structure des muscles ROLLETT la signale aussi, et la trouve suffisante pour décrire séparément ces deux espèces de cellules musculaires.

(1) Hydrophilus piceus, Dytiscus marginalis (CIACCIO, VAN GEHUCHTEN), Musca (CIACCIO, v. LIMBECK, VAN GEHUCHTEN), Chloe diptera (CIACCIO), Oryctes nasicornis, Bombus, Geotrupes, Apis (v. LIMBECK) et Melolontha vulgaris (VAN GEHUCHTEN).

(2) Sphinx, Cigales et Libellules (CIACCIO), Vanessa polychloros, Vanessa urticæ, Noctuela et Grillotalpa (VAN GEHUCHTEN).

(3) NOTE. A l'époque où nous avons publié les résultats de nos recherches sur les muscles des arthropodes, nous ne connaissions pas les travaux de CIACCIO et de VON LIMBECK. CIACCIO a constaté

Mingazzini n'est pas porté à admettre « deux structures musculaires aussi essentiellement différentes »; aussi cherche-t-il à expliquer le mode de production de nos fibrilles accidentelles, tout en admettant une structure fibrillaire préexistante. D'après lui, les réactifs durcissants coagulent l'enchylème myosique sur les parois des fibrilles. Si on examine alors un de ces éléments musculaires isolés, en descendant le tube du microscope de façon à obtenir une coupe optique longitudinale, on voit de chaque côté de la fibrille la coupe de la membrane limitante. Le bord externe est net et régulier tandis que la face interne présente, au niveau du disque obscur et de la membrane de Krause, un coagulum albumineux formant respectivement un demi-bâtonnet et un demi-épaississement, tel que cela est représenté, à droite, dans la figure schématique 1 du travail de Mingazzini, et tel que cela se présente quelquefois dans les fibrilles constitutives des muscles des ailes. Cette image ne rappelle en rien les figures que nous avons données des fibres musculaires des pattes, fixées par l'alcool. Mais si l'on prend un faisceau de ces fibrilles juxtaposées, les mêmes détails se répéteront au même niveau dans chacune d'elles, et comme elles sont intimement appliquées l'une contre l'autre, les demi-bâtonnets et les demi-épaississements de deux fibrilles voisines produiront, par leur ensemble, les bâtonnets et les épaississements de nos fibrilles accidentelles.

Les bâtonnets musculaires homogènes et fusiformes existent donc dans une fibre musculaire des pattes traitée par les réactifs durcissants. Mais, tandis que pour nous ils sont formés d'une trabécule longitudinale du réseau musculaire englobée dans le coagulum myosique, pour Mingazzini chacun d'eux représente les parois accolées et recouvertes du coagulum albumineux de *deux* fibrilles préexistantes voisines. Ces bâtonnets musculaires ne sont donc pas comparables aux éléments charnus des fibrilles des ailes, puisqu'ici chaque *sarcous element* appartient à *une seule* fibrille et représente l'enchylème myosique coagulé d'une case musculaire tapissé par la membrane fibrillaire.

---

déjà en 1882, l'existence, chez les insectes, de deux espèces de muscles pour mouvoir leurs ailes. Pour les muscles qui se résolvent facilement en fibrilles, ce savant a obtenu des résultats identiques aux nôtres; il a observé l'absence du sarcolemme, ainsi que la présence de cellules graisseuses entre les faisceaux musculaires des ailes de l'hydrophile. Von Limbeck n'a signalé, pour les ailes, que les muscles constitués de fibrilles. Les faisceaux fibrillaires sont dépourvus de sarcolemme et de noyaux(?); ils sont séparés les uns des autres par les ramifications des trachées; celles-ci pénètrent même entre les fibrilles constitutives. Pour ce savant, comme pour nous, chaque faisceau fibrillaire des ailes est l'analogue d'une fibre musculaire striée des pattes.

Nous l'avons vu dans notre étude sur la structure de la cellule musculaire des arthropodes et des vertébrés, lorsqu'une fibre des pattes subit la division en fibrilles, les bâtonnets musculaires qui constituent ces dernières sont homogènes et fusiformes comme dans la fibre intacte. Ces fibrilles ne sont donc pas les fibrilles naturelles préexistantes, mais elles sont, d'après la manière de voir même de Mingazzini, de véritables *fibrilles accidentelles*.

Si la fibre musculaire striée a partout la même structure, si on la considère avec Mingazzini comme un faisceau de fibrilles, comment se fait-il qu'une cellule musculaire des pattes dissociée à frais ne présente jamais cette séparation en fibrilles, qui est si caractéristique et que l'on obtient si facilement dans les muscles des ailes? Comment expliquer que sous l'action des réactifs durcissants les muscles des ailes se divisent en fibrilles naturelles et les muscles des pattes en fibrilles accidentelles? Et si chaque fibrille accidentelle provient de la dislocation de deux fibrilles naturelles voisines, comment expliquer la facilité extrême avec laquelle ces fibrilles se produisent sous l'action des réactifs?

Car, pour que cela se fasse, il faut rompre non seulement les membranes de Krause, mais encore les parois de deux fibrilles naturelles voisines. Or, celles-ci sont très résistantes et, en outre, d'après Mingazzini, elles sont renforcées *sur tout leur pourtour* par le coagulum myosique.

Pour nous, la différence profonde qui existe entre les fibrilles des ailes et les fibrilles des pattes correspond à une différence non moins profonde dans la structure des muscles dont elles proviennent, ainsi que nous l'avons exposé dans nos mémoires précités; cette différence est telle que toute comparaison entre les deux espèces de muscles est impossible. Un fait qui apporte à cette manière de voir un appui solide, c'est que les muscles à structure fibrillaire sont dépourvus de sarcolemme, tandis que cette membrane existe constamment chez les autres.

Mingazzini est arrivé à ses conclusions par l'étude des fibres musculaires striées de la pince de l'*Astacus fluviatilis*. N'ayant étudié, dans notre premier mémoire, que les cellules musculaires des pattes de ce décapode, nous avons voulu contrôler les observations de Mingazzini en prenant le même objet d'étude. Nos observations confirment sur ce point les faits signalés par Mingazzini : les muscles de la pince de l'écrevisse d'eau douce ont une structure fibrillaire analogue à celle des muscles des ailes de l'hydrophile, avec cette différence qu'on ne retrouve pas ici la substance granuleuse interfibrillaire. Ce résultat ne doit pas nous surprendre. Depuis longtemps

déjà les auteurs ont signalé les fibres de la pince du homard et celles d'une partie du muscle adducteur de certains mollusques lammellibranches (*Pecten*)(1) comme douées de la même structure fibrillaire; et tout fait prévoir qu'en scrutant la cellule musculaire dans toute la série animale on trouvera encore d'autres exemples semblables. Les observations de Mingazzini confirment déjà cette prévision pour les muscles de la pince de l'*Astacus fluviatilis*. Les fibrilles ne sont donc pas propres aux muscles des ailes de certains insectes. Mais existent-elles pour cela dans toute fibre musculaire striée? Nos observations prouvent le contraire, et nous maintenons nos conclusions antérieures, dans leur totalité, pour les fibres musculaires que nous avons examinées.

Les cellules musculaires striées doivent donc se ranger en deux groupes bien distincts. Dans l'un viennent se placer, dans l'état actuel de nos connaissances, les muscles des ailes de certains insectes, ceux de la pince de l'écrevisse d'eau douce et du homard et, suivant Blanchard, une partie du muscle adducteur des *Pecten*. Les muscles de ce groupe ont une structure fibrillaire. Ils se divisent facilement en fibrilles soit à frais, soit après l'action des réactifs. Ces fibrilles sont les véritables éléments constitutifs du tissu musculaire, ainsi que nous l'avons montré pour les arthropodes (2), et comme nous le verrons bientôt pour les muscles de l'*Astacus* (3). Elles sont réunies en faisceaux plus ou moins volumineux et dépourvus de sarcolemme. L'autre groupe comprend les muscles des pattes des arthropodes, ceux des ailes de plusieurs insectes et tout le tissu musculaire strié des vertébrés. Ce tissu musculaire ne se divise pas en fibrilles, mais en fibres. Chaque fibre musculaire striée forme un tout indépendant, enveloppé par une membrane limitante ou sarcolemme, et constitué seulement de deux éléments : un réticulum et un enchylème. Nous avons montré dans nos mémoires précédents, comment à l'aide de ces deux éléments constitutifs on peut expliquer facilement tous les phénomènes qui s'y produisent sous l'action des réactifs.

Cependant Mingazzini nous pose plusieurs questions. Il nous demande pourquoi l'enchylème myosique doit toujours se coaguler autour des trabécules

(1) Blanchard : *Note sur la présence des muscles striés chez les mollusques acéphales monomyaires;* Revue intern. des Sciences biolog., t. V, p. 356, 1880. — *De la présence des muscles striés chez les mollusques*; Comptes rendus, t. 106, n° 6, p. 425-427, 1888. Cet auteur signale aussi l'absence du sarcolemme et de la substance granuleuse interfibrillaire.

(2) A. Van Gehuchten : *Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée;* La Cellule, t II, p. 397 à 410, 1886.

(3) Les résultats que nous avons obtenus dans nos recherches sur les muscles de la pince de l'*Astacus fluviatilis* diffèrent en quelques points de ceux de Mingazzini. Nous les publierons sous peu avec des figures à l'appui.

longitudinales du réseau, et jamais autour des trabécules transversales; pourquoi il doit subir, sous l'action des réactifs durcissants, une scission si caractéristique en deux substances différentes, l'une moins dense et l'autre plus dense; pourquoi enfin les trabécules transversales du réticulum donnent seules naissance au phénomène optique auquel nous avons attribué le fond brillant de la bande claire dans la fibre vivante.

A toutes ces questions la réponse est facile. L'enchylème myosique renferme un grand nombre de substances albuminoïdes en solutution : témoins les analyses faites par Nasse, par Hoppe-Seyler et par Weyl; ces albuminoïdes étant insolubles dans l'alcool doivent nécessairement se précipiter et se coaguler quand on les met en contact avec ce réactif. L'enchylème se séparera donc en deux parties : l'une soluble et l'autre insoluble.

Cette coagulation se fera, nous l'avons expliqué dans notre mémoire, autour des corps solides qui plongent dans le bain albumineux, et qui sont les trabécules du réseau, tant transversales que longitudinales. Elle se fait *surtout* autour des trabécules longitudinales, peut-être parce que, à ce niveau, la quantité d'enchylème myosique est plus abondante qu'au niveau de la strie transversale. Elle se fait pourtant aussi au niveau de la strie transversale, car bien souvent les épaississements de cette strie sont plus volumineux après l'action des réactifs durcissants, et ils sont alors biréfringents à l'appareil de polarisation. Nous avons eu soin de signaler ce double détail.

Enfin si les trabécules transversales du réticulum donnent seules naissance à ce phénomène de réflexion des rayons lumineux, auquel nous avons attribué le fond brillant de la bande claire sur la fibre vivante, c'est parce que les trabécules plastiniennes y sont si nombreuses, si épaisses et si serrées qu'elles peuvent jouer, par leur ensemble, le rôle d'une membrane transversale *incomplète*. La plupart des rayons lumineux qui tombent obliquement sur cette membrane seront réfléchis et produiront ainsi, de chaque côté de la strie transversale, un liséré clair. Ce phénomène ne saurait se manifester pour les trabécules longitudinales. Celles-ci, en effet, sont plus fines, elles sont trop éloignées les unes des autres, disposées d'une manière trop irrégulière, englobées dans une quantité trop grande d'enchylème pour pouvoir jouer, vis-à-vis des rayons lumineux, le rôle d'une membrane verticale.

Mais, ajoute Mingazzini (1), l'enchylème myosique étant presque semi-liquide ou pâteux, comment peut-il maintenir la forme parfaite de la fibre s'il n'est pas renfermé dans un sac sarcolemmateux? Nous venons de voir

(1) Mingazzini : Loc. cit, p. 34.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire et au microscope de Zeiss, à la hauteur de la table.

CHAPITRE PREMIER.

PLANCHE I.

Grossissements : FIG. **1**, **2**, **4**, **5**, **7**, **8**, **13** *c*, *d*. **20** à **23**, **25**, **27** : L, 2; FIG. **3**, **9**, **10** à **16**, **19**, **24**, **26**, **28**, **29** : DD, 4; FIG. **6**, **17**, **18** : G, 4.

Muscles des Batraciens.

Rana temporaria.

FIG. **1**. Fibre musculaire examinée à l'état vivant.

FIG. **1'**. Même fibre à l'appareil de polarisation; la strie transversale seule est monoréfringente.

FIG. **2**. Fibre vivante; la bande obscure est traversée par la strie de HENSEN.

FIG. **3**. Coupe optique transversale d'une fibre vivante; on y voit les points d'épaississements avec quelques trabécules du réseau transversal.

FIG. **4**. Fibre musculaire fixée par l'alcool; la bande obscure est formée d'éléments indépendants : les *bâtonnets musculaires*, la bande claire est traversée par la strie transversale garnie de ses épaississements et par une partie des trabécules longitudinales.

FIG. **4'**. Même fibre à l'appareil de polarisation; les bâtonnets seuls sont biréfringents.

FIG. **5**. Partie d'une fibre fixée par l'alcool; les bâtonnets ont une forme en biscuit; la bande obscure présente ainsi une strie de HENSEN.

FIG. **6**. Réticulum musculaire obtenu par la méthode de l'acide chlorhydrique; *a*, *b*, *c* et *d* : formes spéciales des noyaux musculaires.

FIG. **7**. Fibre musculaire traitée comme la précédente; les trabécules longitudinales présentent un épaississement médian.

FIG. **8**. Réticulum musculaire analogue à celui de la FIG **6**; action de la potasse après fixation par l'alcool.

FIG. **9**. Noyaux musculaires réduits à une simple bandelette chromatique plus ou moins enroulée sur elle-même; la continuité du filament est manifeste pour tous ces noyaux.

FIG. **10**. Noyaux musculaires ovalaires pourvus d'une membrane et d'un caryoplasme; l'élément nucléinien est filamenteux.

FIG. **11**. Formes nucléaires intermédiaires entre celles des FIG. **10** et **9**; le filament nucléinien se déroule et s'étire, *a*, *b*, *c*, *d*; le noyau s'allonge et la membrane finit par s'appliquer directement sur l'élément chromatique, *e*, *f*, *g*, *h*, *i*.

FIG. **12**. Autre série de formes intermédiaires entre celles des FIG. **10** et **9**; le noyau tout entier s'aplatit et s'enroule sur lui-même, *a*, *b*, en même temps la bandelette qui en résulte s'allonge et se rétrécit, *c*, *d*, pour donner finalement des filaments chromatiques analogues à ceux de la FIG. **9**.

FIG. **13**. Différentes formes de noyaux prises dans les fibres musculaires de jeunes grenouilles.

FIG. **14**. Aspect des noyaux musculaires dans des fibres fixées par les vapeurs d'acide osmique; le contenu du noyau est granuleux on y trouve toujours un ou deux *nucléoles*; *a* noyau musculaire isolé, on y retrouve un filament nucléinien continu, mais irrégulier et bosselé.

FIG. **15**. Aspect des noyaux dans des muscles fixés par l'alcool et le sublimé corrosif; la membrane est plus épaisse, les nucléoles persistent; *a* noyaux entièrement isolés par dissociation, ils présentent un élément nucléinien filoïde très étroit appliqué sur la face interne de la membrane.

FIG. **16**. Noyaux de fibres musculaires fixées pendant quelques heures par l'alcool, puis traitées par la potasse à 1 o/o; la membrane est plus mince, les nucléoles ont persisté.

FIG. **17**. Disposition des noyaux en série au centre de la fibre. Tous ces noyaux montrent les anses parallèles de l'élément chromatique.

FIG. **18**. Autre disposition des noyaux musculaires; *a* noyaux très plats avec un filament nucléinien pâle, peu sensible au vert de méthyle.

FIG. **19**. Noyaux musculaires traités par la potasse à 10 o/o; la nucléine et et les nucléoles ont disparu; chaque noyau possède une membrane très nette.

FIG. **20**. Partie du réseau musculaire de la strie transversale obtenu par la méthode au chlorure d'or.

FIG. **21** et **22**. Réseaux musculaires obtenus par la même méthode; ils sont identiques à ceux des FIG. **6** et **7**.

Triton cristatus.

FIG. **23**. Fibre musculaire vivante à la lumière ordinaire.

FIG. **23'**. Même fibre à la lumière polarisée.

FIG. **24**. Fibre vivante présentant la strie de HENSEN.

FIG. **25**. Deux noyaux musculaires avec un filament chromatique continu appliqué sur la face interne de la membrane.

FIG. **26**. Fibre fixée par l'alcool.

FIG. **26'**. Même fibre à l'appareil de polarisation.

FIG. **27**. Réseau musculaire obtenu par l'acide chlorhydrique.

CHAPITRE SECOND.

I. Muscles des Poissons.

FIG. **28**. Fibre musculaire vivante de *cyprin*; le fond brillant de la bande claire fait défaut; la strie transversale touche directement les bandes obscures.

FIG. **28'**. Même fibre à l'appareil de polarisation.

FIG. **29**. Fibre musculaire altérée; la strie transversale est plus évidente, les trabécules longitudinales du réseau sont devenues manifestes.

PLANCHE II.

Grossissements : FIG **30** et **50** : L, 2; FIG. **38**, **39**, **45**, **46** et **48** : DD, 4; les autres FIG. : L. 2.

FIG. **30**. Fibre musculaire de *lamproie* fixée par l'alcool; les bâtonnets de la bande obscure sont divisés en deux tronçons réunis par une partie de la trabécule longitudinale.

FIG. **31**. Réticulum musculaire obtenu par l'action de la potasse sur une fibre fixée pendant un jour par l'alcool; les trabécules longitudinales présentent un épaississement médian.

FIG. **32**. Fibre fixée par l'alcool; les bâtonnets musculaires sont fusiformes.

FIG. **32'**. Même fibre à l'appareil de polarisation; les bâtonnets de la bande obscure et les épaississements de la strie transversale sont seuls biréfringents.

FIG. **33**. Réseau transversal obtenu par la méthode à l'acide chlorhydrique.

FIG. **34**. Fibre musculaire de *brochet* traitée par l'acide chlorhydrique.

FIG. **35**. Même fibre fixée par l'alcool.

FIG. **36**. Cellule musculaire d'*anguille* fixée par l'acide chromique.

FIG. **37** et **39**. Coupe optique longitudinale et réseau transversal d'une fibre traitée par le jus de citron filtré.

FIG. **38**. Disque transversal vu à plat d'une fibre musculaire de *cyprin* obtenu par l'action du jus de citron filtré. Les champs de COHNHEIM ont une forme analogue à celle des FIG. **33** et **39**; les mailles périphériques seules sont plus allongées et ont une tendance à prendre une disposition radiaire.

FIG. **43**. Vue longitudinale d'une cellule musculaire de *cyprin* traitée par le jus de citron. Les stries transversales sont très délicates et très serrées. Les stries longitudinales sont beaucoup plus évidentes, elles sont granuleuses: chacune de ces granulations correspond à une strie transversale. A gauche de la figure on voit des mailles périphériques plus longues, elles correspondent aux mailles de la FIG. **38**. Les trabécules qui les limitent sont légèrement granuleuses, on n'y voit pourtant pas de trabécules longitudinales.

FIG. **40**, **41** et **42**. Formes spéciales du réticulum musculaire de *cyprin* prises dans une même préparation de fibres traitées par le jus de citron filtré.

FIG. **44**. Même fibre dessinée dans une autre position du foyer de l'objectif. La surface seule du muscle a été mise au point, On n'y voit que des points placés en séries longitudinales et transversales; elles représentent la coupe des trabécules rayonnantes.

FIG. **45** et **46**. Deux formes spéciales du réseau transversal.

FIG. **47**. Cellule musculaire de *cyprin* traitée par l'alcool.

FIG. **48**. Coupe transversale faite dans un muscle de *poisson rouge* après congélation et traitée sur le porte-objets par l'acide chlorhydrique dilué; *a*, réseau analogue à celui de la FIG. **38** : les mailles centrales sont polygonales, les périphériques plus allongées et étroites ont une disposition rayonnante; *b* et *c*, réseaux analogues à celui de la FIG. **46** : les mailles polygonales ont presque toutes disparu et la fibre est réduite pour ainsi dire à ses mailles périphériques.

FIG. **49** et **50**. Deux formes de réticulum musculaire dans une *vive*, obtenues par l'action de la potasse sur des muscles fixés pendant un jour l'alcool.

FIG. **51**. Fibre musculaire striée de l'intestin de *tanche*; alcool.

FIG. **52**. Fibre analogue traitée par l'alcool puis par l'acide chlorhydrique.

FIG. **53**. Fibre musculaire de *syngnathe* adulte fixée par l'alcool.

FIG. **54**. Fibre analogue d'un embryon de *syngnathe*.

FIG. **54'**. Même fibre à l'appareil de polarisation.

FIG. **55**. Stries longitudinales dissociées de fibres musculaires de *poisson rouge*. Chaque strie est formée par une série de points; de chacun de ceux-ci on voit partir vers la profondeur du muscle une trabécule transversale.

FIG. **56**. Coupe optique longitudinale d'une cellule musculaire du même animal traitée par le jus de citron filtré. Cette fibre est analogue à la FIG. **43**, mais les mailles périphériques sont plus grandes; de plus on y voit deux stries longitudinales incomplètes.

FIG. **57**. Partie du réseau transversal d'une fibre musculaire de *raie*.

PLANCHE III.

Grossissements : FIG. **58** à **62**, **64** à **71**, **74** à **77**, **79**, **81**, **82**, **84**, **85**, **87** à **93** : L. 2; FIG. **63**, **73**, **80** : DD, 4; FIG. **72** : L. 4; FIG. **78**, **86** : objectif apochromatique à immersion dans l'eau, oc. n° 12; FIG **83** : G, IV.

II. Muscles des Reptiles.

FIG. **58**. Fibre musculaire de *lézard* fixée par l'alcool.

FIG. **59** Même fibre après l'action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **60**. Fibre musculaire de l'*orvet* fixée par l'alcool.

FIG. **60'**. Même fibre à l'appareil de polarisation.

FIG. **61**. Réticulum musculaire obtenu par l'action du jus de citron filtré.

FIG. **62**. Réticulum obtenu de la même façon; les trabécules longitudinales présentent un épaississement médian.

FIG. **63**. Réseau transversal d'une même fibre.

FIG. **64**. Fibre musculaire de *tortue* après l'action de l'alcool.

III. Muscles des Oiseaux.

FIG. **65**. Réticulum musculaire de l'*hirondelle*; action du jus de citron filtré.

FIG. **66**. Fibre du même animal après l'action de l'alcool.

FIG. **67**. Fibre musculaire digérée de *moineau*; action du jus de citron filtré.

FIG. **68**. Fibre fixée par l'alcool.

FIG. **69**. Réticulum d'une fibre musculaire de *pigeon*; action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **70**. Fibre musculaire de *faucon* fixée par l'alcool; les bâtonnets musculaires ont la forme de biscuit.

FIG. **71**. Réseau musculaire obtenu par l'action de la potasse sur une fibre fixée.

IV. Muscles des Mammifères.

FIG. **72**. Fibre musculaire de *souris* après l'action de l'alcool.

FIG. **72'**. Même fibre à l'appareil de polarisation.

FIG. **73**. Réseau obtenu par la méthode du chlorure d'or.

FIG. **74**. Réseau transversal d'une cellule musculaire de *veau*.

FIG. **75**. Fibre musculaire fixée par l'alcool.

FIG. **76**. Réticulum obtenu par l'action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **77**. Fibre musculaire de *mouton* après l'action de l'alcool.

FIG. **78**. Fibre analogue; la bande obscure présente la strie de HENSEN, parce que chaque bâtonnet musculaire est formé de deux tronçons.

FIG. **79**. Réticulum musculaire après l'action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **80**. Réseau transversal d'une fibre musculaire de *porc*.

FIG. **81**. Coupe optique longitudinale de la même fibre, après l'action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **82**. Fibre musculaire de *cheval* après l'action de l'alcool.

FIG. **83**. Réticulum musculaire obtenu par le jus de citron filtré.

FIG. **84**. Réticulum d'une fibre musculaire de *chauve souris*; jus de citron.

FIG. **85**. Fibre musculaire de *rat* fixée par l'alcool.

FIG. **86**. Réticulum obtenu par la méthode au chlorure d'or.

FIG. **87**. Fibre musculaire de *bœuf* après l'action de l'alcool.

FIG. **88**. Même fibre après l'action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **89**. Fibre musculaire d'un embryon de *veau* fixée un jour par l'alcool, puis soumise à l'action de la potasse.

FIG. **90**. Fibre musculaire d'un *embryon humain* de 8 mois fixée par l'alcool.

FIG. **91**. Même fibre après l'action de l'acide chlorhydrique.

FIG. **92**. Fibre musculaire de l'*homme* fixée par l'alcool.

FIG. **93**. Même fibre après l'action de l'acide chlorhydrique. Les noyaux sont placés sous le sarcolemme; vus à plat ils présentent les anses parallèles du filament nucléinien, *a* et *b*; de profil ils ont la forme de bâtonnets homogènes, *c* et *d*.

TABLE DES MATIÈRES

PAGES.

Introduction 247
But et division du travail 249
Méthodes 250
Bibliographie 251

CHAPITRE PREMIER.

Muscles des Batraciens.

I. *Rana temporaria.*
1° Examen du muscle à l'état vivant 253
2° Action des réactifs coagulants : l'alcool et l'acide chromique . .
a) Production de fibrilles 254
b) Production de disques 256
c) Signification de la division du muscle en disques . . . 257
d) Étude à l'appareil de polarisation 257
e) Comparaison entre la fibre vivante et la fibre fixée . . . 258
3° Action des réactifs dissolvants.
Méthode à l'acide chlorydrique 258
Aspect du muscle en coupe optique longitudinale. . . . 260
Division en disques 261
Méthode de la potasse 262
4° Forme spéciale des noyaux musculaires.
Historique 263
Diverses formes de noyaux 265
Normalité des formes nucléaires. 270
Nature des nucléoles 272
5° Méthode au chlorure d'or
Méthode de CIACCIO 273
Les champs de COHNHEIM 274
Étude du muscle en coupe optique longitudinale. . . . 275
Comparaison des résultats obtenus avec ceux de RETZIUS et de BREMER . 275
6° Conclusions et critique.
I. Conclusions 276
II. Critique 280
Théorie de BOWMAN 281
Théorie de SCHWANN 281
Théorie de KRAUSE 282
Théorie de ENGELMANN 282
Signification du réseau musculaire 283
Critique des observations de ROLLETT 285
II. *Triton cristatus* 289

CHAPITRE SECOND.

I Muscles des Poissons.

1° Examen du muscle à l'état vivant 291
2° Action des réactifs dissolvants et des réactifs durcissants . . . 292
Fibres musculaires de l'anguille, de la raie et de la lamproie . . 292
Fibres musculaires du cyprin, de la tanche, du brochet et du poisson rouge. 293
Coupes transversales 293
Coupes longitudinales 294
Noyaux musculaires 298
Fibres musculaires de l'intestin de tanche 298
Fibres musculaires de la vive et du syngnathe 298

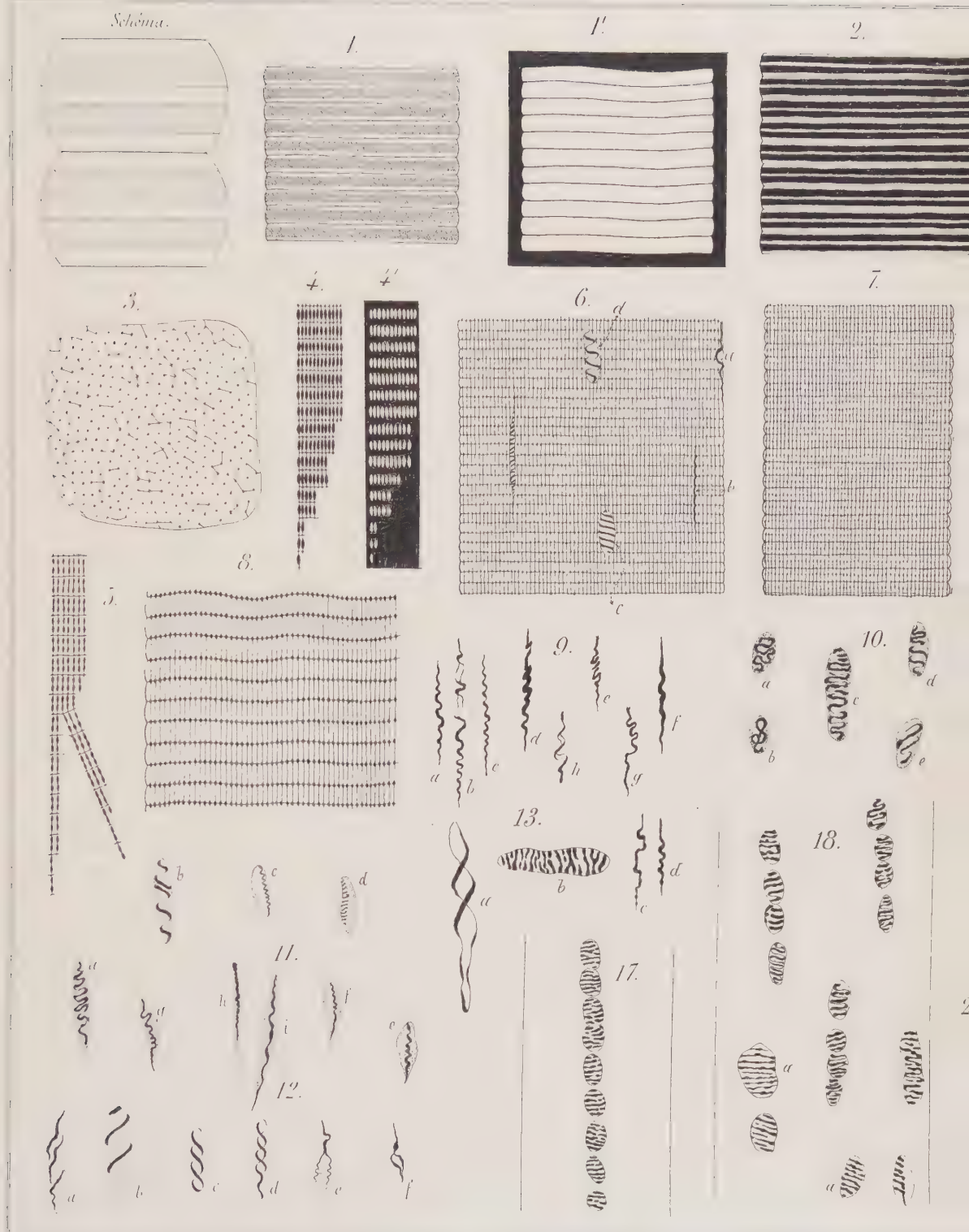
II. Muscles des Reptiles . . 300

III. Muscles des Oiseaux . . 301

IV. Muscles des Mammifères . . 301

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

I Comparaison des cellules musculaires striées des vertébrés avec celles des articulés. 302
II. Conclusions générales 303
III. Quelques mots au sujet de la critique de Mingazzini . . . 304
Appendice.



A. Van Geluchten ard. nat. del.

Lith. Ch. Dumont à Lou

14.

15.

16.

19.

20.

21.

22.

23.

23'.

24.

25

26.

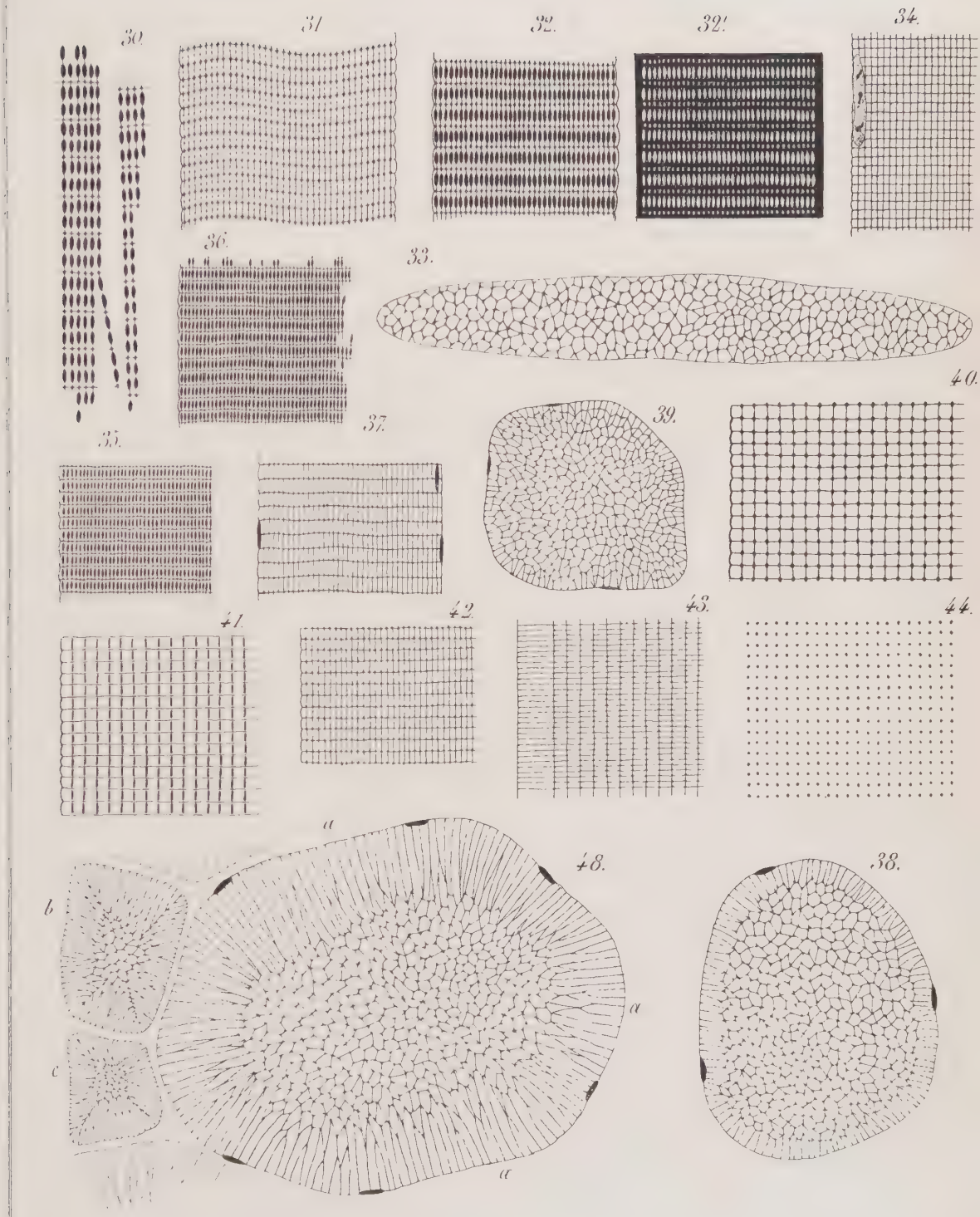
26'

27

28.

28'

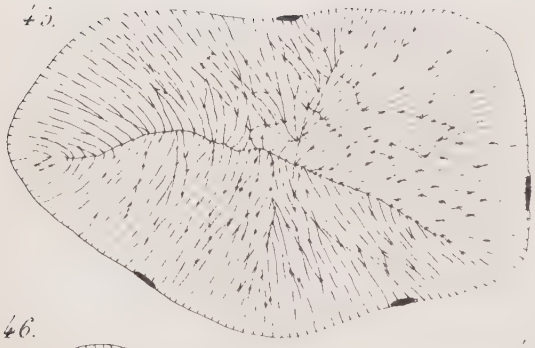
A. Joos. sc



A. Van Schuchten, ad. nat. del.

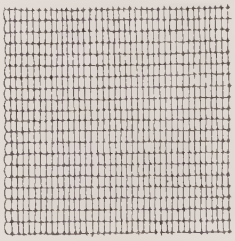
Lith. Ch. Dumont à

45.

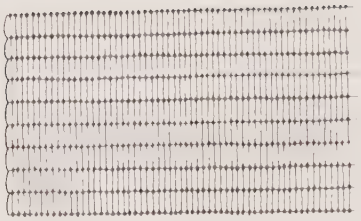


46.

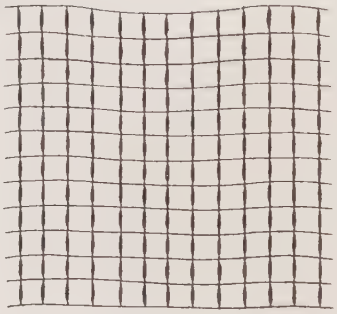
47.



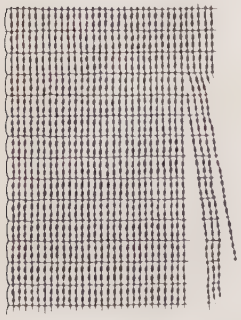
48.



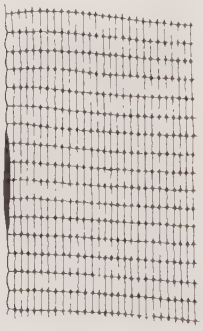
50.



51.

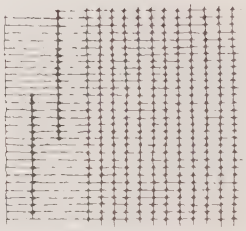


52.

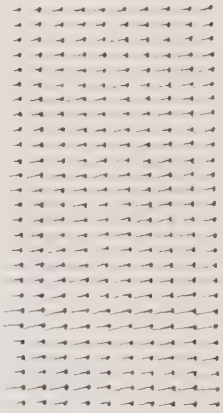


53.

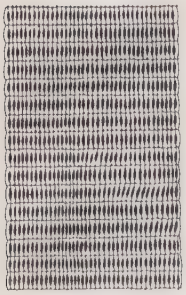
56.



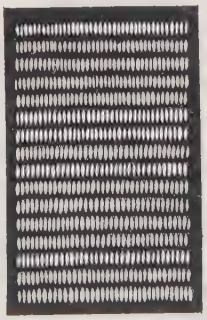
55.



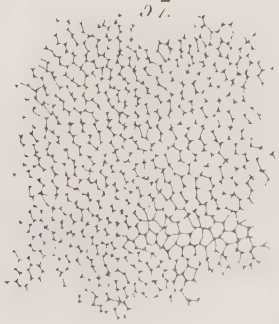
54.

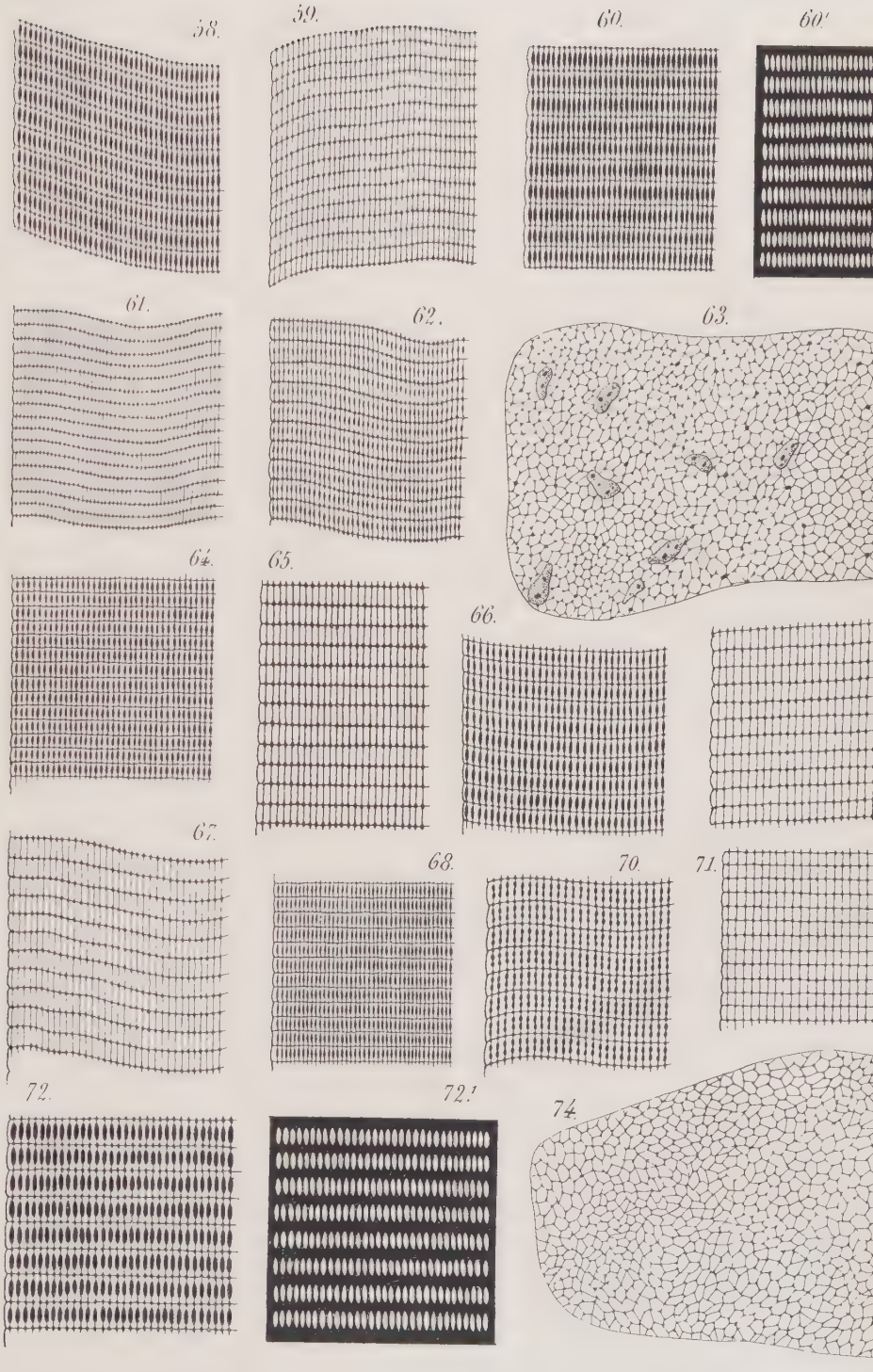


54'

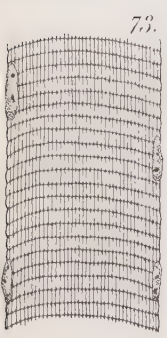


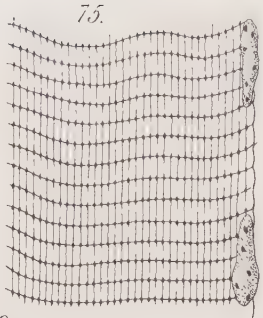
57.



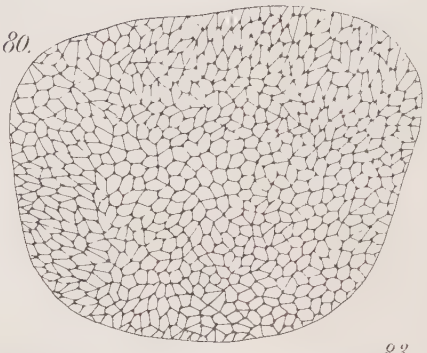


A.Van Gehuchten. ad. nat. del

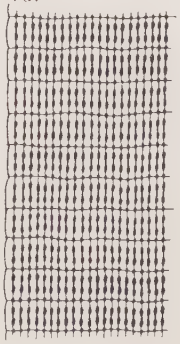

73.

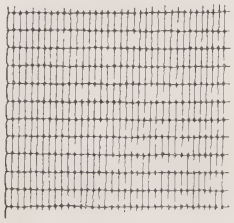

75.

76.

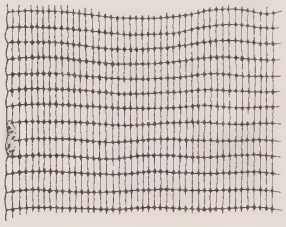

80.

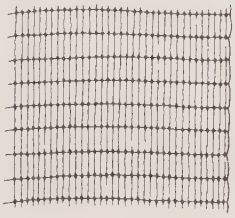
77.

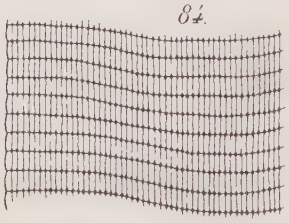

78.

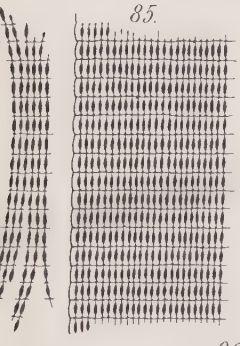

79.

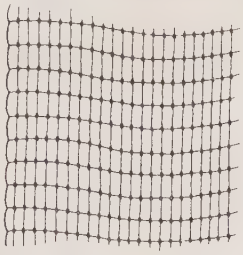
82.

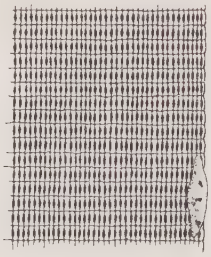

83.

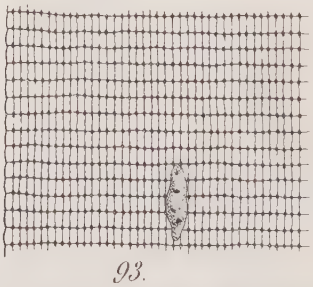

81.

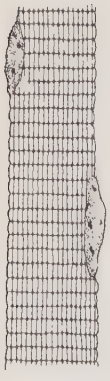

84.


85.

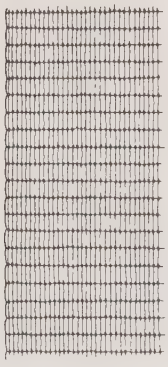

86.

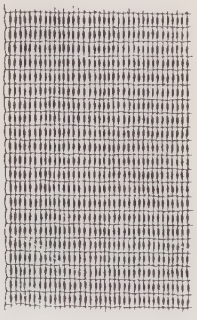

87.

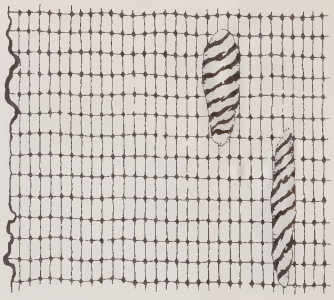

88.


89.

90.


91.


92.


93.

LA PILULAIRE

ÉTUDE ANATOMICO-GÉNÉTIQUE

DU

SPOROCARPE

CHEZ LA

PILULARIA GLOBULIFERA

PAR

ALPH. MEUNIER

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES,
ASSISTANT AU LABORATOIRE DE BIOLOGIE CELLULAIRE
DE L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

LA PILULAIRE

ÉTUDE ANATOMICO-GÉNÉTIQUE

DU

SPOROCARPE

CHEZ LA

PILULARIA GLOBULIFERA.

INTRODUCTION

Notre flore belge ne possède qu'une seule Rhizocarpée : « *Pilularia globulifera* » de la famille des Marsiliacées, que l'on place dans l'ordre des Hydroptérides de la classe des Filicinées (1).

Elle est signalée dans quelques localités assez rares de la campine. Peut-être est-elle plus répandue qu'on ne le pense; car il est probable que l'exiguité de ses formes et la banalité de sa couleur, autant que la nature marécageuse des lieux qu'elle affectionne, la font souvent passer inaperçue.

Pour être parmi les plus humbles de la création, cette petite plante n'en est pas moins très intéressante; sous des dehors fort modestes, elle révèle au micrographe une structure d'une délicatesse peu commune.

Sollicité par ces charmes particuliers, nous en avons repris l'étude avec l'espoir de réussir peut-être à combler quelques lacunes de son histoire.

---

(1) Van Tieghem : Traité de Botanique, Paris, 1884.

APERÇU HISTORIQUE.

Les Rhizocarpées ou Hydroptérides ont beaucoup exercé la sagacité des observateurs pendant ce siècle, et les travaux nombreux, auxquels elles ont fourni matière, ont largement contribué au développement de la botanique générale, tout en révélant une longue série de faits particuliers du plus haut intérêt.

Mais soit que la *Salvinia* se soit trouvée plus fréquemment sous la main des botanistes, soit que ceux-ci l'aient jugée plus propre à livrer les secrets de tout le groupe, on lui a fait la part très large dans les travaux et on s'est souvent cru autorisé, pour embrasser dans un seul exposé tous les genres des Rhizocarpées, à conclure à pari des phénomènes observés dans la *Salvinia*, pour les étendre aux *Marsilia* et *Pilularia* sans soumettre celles-ci à une analyse aussi complète et aussi précise.

Bien que la *Pilulaire* n'ait ainsi été étudiée dans une foule de cas que d'une manière accessoire, les notions partielles recueillies de la sorte ont concouru dans une large mesure avec les résultats des travaux plus spéciaux à fixer la plupart des grandes lignes de son histoire.

C'est ainsi que la déhiscence des fruits, la germination des spores, la formation des prothalles, l'élaboration des cellules sexuées, la fécondation, l'apparition de l'embryon, le développement de la plante adulte, la structure de ses différents organes, toutes ces questions difficiles ont déjà été traitées d'une façon plus ou moins heureuse par plusieurs observateurs.

Il suffira de rappeler les principaux dans l'ordre chronologique.

B. de Jussieu : *a)* Hist. de l'Acad. royale des sciences. 1739.
b) Loc. cit. 1740.
Martius : Flor. crypt. 1817.
Bisschoff : Die cryptogamischen Gewächse, III. Rhizocarpeen. Nürnberg, 1828.
H. Mohl : Flora. 1833.
J. B. Agardh : De Pilularia diss. 1833.
Bisschoff : Lehrb. der Botanik. 1836.
K. Muller : Flora. 1840.
Link : Filic. species. 1841.
Mettenius : Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen. Franckfurt. 1846.
Nägeli : Fortpflanzung der Rhizocarpeen; in Schleiden und Nägeli's Zeitschr. f. wiss. Bot., 1847.
Hofmeister : Bot. Zeitung, Jahrgang 1849.
Mettenius : Beiträge zur Botanik. 1850.

Hanstein : *Pilulariæ globuliferæ* generatio cum *Marsilia* comparata. Bonn. 1866.
Nägeli et Leitgeb : Ueber Entstehung der Wurzeln bei der Gefässkrypt; Nägeli's Beiträge IV. 1867.
Millardet : Le prothallium mâle des cryptogames vasculaires. Strasbourg. 1869.
A. Braun : Ueber *Marsilia* und *Pilularia*. Monatsb. der Berl. Akad., 1870 et 1872.
Russow : Histologie der Sporenfrucht von *Marsilia*. Dorpat. 1871. — Vergleichende Untersuchungen. Saint-Petersbourg. 1872.
Sachs : Traité de botanique, trad. Van Tieghem. Paris. 1874.
Arcangeli : Sulla *Pilularia* e la *Salvinia natans*; Nuovo Giornale botan. ital., VIII. 1876.

Ces travaux et beaucoup d'autres consacrés d'une manière moins exclusive encore à la *Pilulaire* n'avaient pas épuisé la matière.

C'est ainsi qu'avant le travail de Juranyi sur le développement du sporocarpe de cette cryptogame (1), la littérature ne possédait encore, que nous sachions, aucune donnée sur cet important sujet. L'auteur considère le sporocarpe avec son pédicelle comme une partie fertile de la feuille ordinaire voisine, et il voit dans la formation des sporanges une production endogène au sein du parenchyme foliaire.

Plus récemment Gœbel (2), reprenant le même sujet, combat victorieusement cette dernière manière de voir. En outre, comme son devancier, il éclaircit certains points du développement du sporocarpe, mais sans épuiser suffisamment la question pour rendre inutiles des recherches ultérieures.

De plus, ces deux savants ont laissé entièrement de côté l'étude du développement des sporanges et des spores. A notre connaissance, les recherches les plus récentes sur ce sujet sont celles dont Sachs a brièvement résumé les résultats dans son manuel de Botanique. L'auteur ne reconnaît que huit cellules-mères des spores, qui subissent la quatripartition, comme H. Mohl l'a observé le premier. Il n'en résulterait donc dans un microsporange que trente-deux microspores, comme Arcangeli le disait encore expressément en 1876. C'est une erreur dont il était aisé de faire justice, en se donnant la peine de les compter, et dont on s'est du reste affranchi depuis.

Sachs semble avoir méconnu l'origine du plasmodium sporangial. Strasburger (3) a reconnu la véritable nature des formations analogues dans diverses plantes; mais si nous ne nous trompons, J. B. Carnoy est le

(1) Ueber die Gestaltung der Frucht bei *Pilularia globulifera*. Zitsber. d. Ungar. Akad d. Wiss., 1879.
(2) Gœbel ; Ueber die Frucht von *Pilularia globulifera*. Botan. Zeit., 1882.
(3) Strasburger : Ueber der Bau u. das Wachstum der Zellhäute, Jena, 1882.

premier qui ait dévoilé la genèse et le rôle du plasmodium chez la *Pilulaire*, dans sa » *Biologie cellulaire* «.

Quant au développement des spores après la division tétraédrique des cellules-mères, et en particulier l'édification de leur curieuse exospore, cela n'a fait, que nous sachions, l'objet d'aucun travail suivi dans ces dernières années. On ne peut en effet considérer comme tels des publications où la *Pillulaire* n'est citée que subsidiairement pour lui appliquer en passant les données recueillies ailleurs, sans qu'elle ait fait elle-même l'objet d'aucune observation directe et précise. Ainsi, pour ne citer que les principaux (1), Griffith, Mettenius, Juranyi, Sachs, Strasburger, Einricher ont étudié ces phénomènes d'une manière plus ou moins expresse dans la *Salvinia* et dans certaines *Marsilia;* mais ils n'ont accordé qu'une faible part de leur attention à la *Pilulaire*, ou l'ont négligée tout à fait.

Ce n'est évidemment pas le lieu ici de porter un jugement sur l'interprétation attribuée à ces phénomènes par les différents observateurs. Nous aurons l'occasion de dire, au cours de l'exposé qui suivra, les raisons pour lesquelles nous ne pouvons nous rallier à leur manière de voir. Ce sont là des phénomènes biologiques dont on ne peut espérer de pénétrer le mystère qu'en les suivant attentivement pendant la vie des êtres qui les présentent. Beaucoup d'auteurs qui n'ont disposé que de matériaux momifiés par des fixateurs, comme l'alcool, n'ont pu qu'enregistrer des étapes successives sans pouvoir saisir le principe et le jeu intime de leur succession.

Ce sont en outre des phénomènes cellulaires et, comme tels, ils doivent avoir leur raison dernière dans la structure fondamentale et dans les activités les plus générales de la matière vivante.

Dans toute la littérature actuelle, nous n'avons rencontré pour corroborer les idées que des observations personnelles nous ont conduit à émettre en ébauchant, dans leurs traits les plus saillants, les remaniements successifs du contenu des sporanges chez la *Pilulaire*, que les deux figures accompagnées de légendes explicatives de l'ouvrage déjà cité de Carnoy.

(1) Griffith : Ueber *Azolla* und *Salvinia*, traduit et annoté par Schenk, dans le Flora de 1846. — Mettenius : Ouvrage cité plus haut. — Juranyi : Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen der *Salvinia natans*. Berlin, 1873. — Sachs : Manuel de Botanique. — Strasburger : Ouvrage cité plus haut. — Einricher : Die nähere Vorgänge bei den Sporenbildung der *Salvinia natans*; Sitzunsgb. d. Kais. Akad. der Wiss., 1882.

DIVISION DE CE TRAVAIL.

Voulant limiter l'exposé de nos recherches à ce qui regarde le sporocarpe et son contenu, nous pourrions, semble-t-il, nous désintéresser complétement de l'appareil végétatif.

Cependant l'étude de la genèse du fruit, de sa structure, de ses rapports avec les autres organes, requiert au moins une légère esquisse morphologique et anatomique de ces organes. Ces données accessoires constitueront avec l'anatomie du sporocarpe, des sporanges et des spores, à l'état adulte, l'objet de la *première partie*.

Dans la *seconde partie* nous nous occuperons exclusivement de leur développement.

Cette division nous paraît dictée par la nature même de cette étude. Elle contribuera, pensons-nous, à la clarté de l'exposé, et nous permettra d'envisager la question sous tous ses aspects, sans nous exposer à d'encombrantes redites.

PREMIÈRE PARTIE.

Anatomie des organes végétatifs et fructifères, à l'état adulte.

DEUXIÈME PARTIE.

Genèse et **Développement** du sporocarpe et de son contenu : les sporanges et les spores.

PREMIÈRE PARTIE.

Anatomie

DES ORGANES VÉGÉTATIFS ET FRUCTIFÈRES

A L'ÉTAT ADULTE.

Préliminaires.

La *Pilulaire*, FIG. 1, PL. I, est une plante vivace, gazonnante, aquatique, ou du moins amphibie; à tige, *tg*, filiforme, ramifiée en sympode et rampante. Ce rhizome dorso-ventral porte sur la face dorsale deux rangées de feuilles alternes, *fl*, linéaires subulées, réduites au rachis, longues généralement de 10 à 15 centimètres, enroulées en crosse dans le jeune âge, droites et verticales plus tard.

Les racines, *r*, filiformes et toujours simples, longues de 10 à 12 centimètres, s'insèrent sur la face ventrale du rhizome, au nombre de deux ou trois sous chaque feuille.

Les sporocarpes globuleux, *fr*, isolés, presque sessiles, de la grosseur d'une graine de poivre, naissent sur la face dorsale de la tige, à la base des feuilles et comme à leur aisselle.

Ils sont coriaces, presque ligneux, couverts d'un feutre de gros poils bruns appliqués de bas en haut contre les parois. Ils laissent à peine soupçonner extérieurement leur division intérieure en quatre loges longitudinales qui renferment chacune des sporanges de deux sortes : des macrosporanges en bas, des microsporanges en haut.

La déhiscence se fait en quatre valves qui correspondent aux loges de même nombre.

Les rameaux fructifères, *A*, ne diffèrent des rameaux stériles, *B*, que par la présence de sporocarpes à la base de toutes les feuilles, ou d'un certain nombre seulement.

L'aspect de cette plante cryptogame diffère sensiblement, suivant qu'elle se développe dans l'eau ou qu'elle rampe sur le sol humide.

Sur le sol elle est plus trapue dans toutes ses parties : son rhizome y atteint un millimètre et demi de diamètre, ses mérithalles restent courts, ses feuilles mesurent rarement dix centimètres. Sa culture en pot ne requiert qu'un arrosage fréquent et un abri contre les ardeurs au soleil.

C'est ainsi qu'elle s'est offerte à nous sur le bord des marécages qui longent la route de Lummen à Schuelen; non loin de la station de cette dernière localité.

Submergée, la *Pilulaire* est plus grêle, la tige s'atténue, les feuilles se distancent davantage et s'allongent considérablement; nous en avons mesurées qui n'avaient pas moins de vingt-cinq centimètres de longueur. Les racines prennent un allongement analogue. Cette influence du milieu se retrouve jusque dans les derniers éléments anatomiques. Les variations superficielles de forme et de port trouvent leur explication et leur cause dans ces modifications cellulaires intimes, dont l'étude permettrait de suivre pas à pas les curieux phénomènes de l'adaptation.

C'est sous cette forme que nous l'avons recueillie à Tessenderloo, dans de petites mares assez profondes, où un zélé botaniste a bien voulu nous l'indiquer. La propreté et l'intégrité qu'elle y présente dans toute ses parties et particulièrement dans ses racines, nous l'ont généralement fait préférer pour cette étude. Cultivée dans un petit aquarium, elle nous a fourni des matériaux abondants dans le cours d'une année, tout en nous permettant de suivre pas à pas les principales étapes de son développement.

Dans les quelques notions anatomiques qui vont suivre, nous accorderons plus de place aux figures qu'au discours, persuadé qu'un dessin exact fournit plus vite la vraie notion des choses de la nature, que les plus parfaites descriptions.

Nous avons déjà nous-même éprouvé trop de fois la satisfaction de trouver à côté de descriptions même minutieuses, un bon dessin qui dissipât les derniers doutes, pour que nous ne nous inspirions de ce salutaire exemple; et nous ne pouvons que nous associer à ceux qui s'intéressent au progrès des sciences, pour former le vœu de voir les représentations graphiques prendre une place plus prépondérante encore dans les publications scientifiques.

Dans tous les cas où l'emploi de la chambre claire est utile, nous en avons fait usage; nous astreignant pour tout le reste aux règles étroites de la plus scrupuleuse fidélité.

Qaunt à la méthode d'investigation, nous l'avons variée d'après la nature des objets, en nous aidant dans la mesure de leur utilité, pour chaque cas particulier, des ressources précieuses de la technique microscopique. C'est à l'observation directe des matériaux frais, en coupes minces pratiquées au rasoir, que nous avons toujours attaché la plus grande importance. L'emploi des réactifs microchimiques, comme la pratique des coupes minces au microtome, après enrobage des matériaux durcis, ne nous ont généralement servi qu'à titre de contrôle; bien que, dans certains cas, ces procédés nous aient fourni des données essentielles.

Nous ne parcourrons successivement la tige, la feuille et la racine que pour nous familiariser avec la structure de la plante et nous mettre à même de juger plus sainement de l'appareil fructifère, par la connaissance de tout ce qui offre avec lui des rapports anatomiques ou topographiques. Nous ne manquerons cependant pas de relever, au cours de ce rapide exposé, les détails anatomiques intéressants qui seraient encore inédits, ou sur lesquels l'attention n'aurait pas encore été suffisamment appelée.

Le sporocarpe fera, à juste titre, l'objet d'une étude plus complète.

I. LA TIGE.

La FIG. **2** représente une coupe de la tige adulte, au milieu d'un mérithalle. On y remarque immédiatement deux parties distinctes nettement séparées par un endoderme, *ed*, que sa couleur brune met en parfaite évidence.

La partie périphérique ou corticale est limitée, à l'extérieur, par une couche épidermique incolore, *ep*.

Comme l'organe qu'elles recouvrent et dont l'accroissement est presque exclusivement longitudinal, les cellules de l'épiderme sont très allongées. La FIG. **3** en donne la forme et la disposition avec celle des stomates, *st*, largement espacés qu'on y rencontre. Certaines d'entre elles, dans le jeune âge, sur le bourgeon, se divisent tangentiellement et la cellule externe ainsi obtenue subit une série de cloisonnements plus ou moins obliques, pour donner des poils pluricellulaires de la même facture que ceux qui couvrent le sporocarpe et qui seront figurés plus loin.

Ces poils, dont le rôle protecteur est ici bientôt épuisé, se désarticulent sans tarder, en laissant en place leur cellule basilaire à membrane brune fortement épaissie, FIG. **4**, *cb*, que les cellules épidermiques ordinaires

finissent plus tard par recouvrir et cacher complétement. Le parenchyme cortical est creusé dans son milieu de larges canaux aérifères, FIG. **2**, *cn*, qui sillonnent la tige dans toute sa longueur, et ne laissent entre eux que des cloisons très minces qui s'anastomosent de loin en loin et ne sont formées que d'une seule couche de cellules, *cl*.

Ces cloisons vues de face dans certaines parties de la coupe longitudinale de la tige, *t*, au niveau de l'insertion d'une feuille, *f*, et d'une racine, *r*, FIG. **5**, présentent une structure assez intéressante pour être notée. Elles sont percées d'une infinité de petits méats, *m*, qui en font un crible fort délicat. Par lui, une communication abondante et facile s'établit entre les différents canaux. Son établissement est certainement un exemple très joli de la formation des méats par dédoublement local des cloisons cellulaires.

Quant au parenchyme cortical lui-même, FIG. **2** et **5**, *pc*, il est formé de cellules prismatiques ou cylindriques allongées dans le sens de l'organe, qui ne laissent entre elles que peu de méats, et dont les membranes ne prennent qu'un épaississement médiocre. Elles ne s'imprègnent non plus que faiblement de matières incrustantes organiques; car elles ne prennent que lentement et ne retiennent que faiblement les couleurs d'aniline. C'est de la cellulose presque pure.

La zone moyenne de ce parenchyme ne devient jamais scléreuse à la façon des tissus correspondants dans le genre *Marsilia*.

Dans toute son étendue, il renferme de la chlorophylle et de la fécule, qui s'y amasse en petits grains nombreux.

Les tissus conducteurs et squelettiques sont exclusivement confinés dans le cylindre central, que circonscrit l'endoderme, *ed*, FIG. **2** et **5**. Au milieu, règne dans toute la longueur de la tige, un cordon de fibres prosenchymateuses ou de stéréome, FIG. **2** et **5**, *str*, qui constitue le seul appareil de soutien de la plante. Un endoderme spécial, FIG. **2** et **5**, *ed'*, mince et de couleur brune, le revêt entièrement et prouve son autonomie, en établissant son indépendance génétique vis-à-vis des faisceaux libéro-ligneux qui l'entourent. C'est une charpente réduite à sa plus simple expression. Quoique formée très tôt elle ne joue son rôle qu'assez tard, après l'épaississement suffisant de ses membranes cellulaires. Ce n'est qu'à une notable distance du sommet végétatif, que ce tissu scléreux tranche nettement, par sa dureté et sa coloration jaune, sur les tissus voisins, avec lesquels il présente plus haut peu de différence.

La tige se ramifiant à la hauteur de chaque feuille, et du côté opposé à l'insertion de cet organe, FIG. **1**; ce qui nous semble devoir faire considérer ce rhizome comme un sympode rameux (1); le cordon scléreux s'y bifurque également après s'être renflé d'une manière notable. A partir de cet endroit, le cordon s'atténue de nouveau jusque vers le milieu des mérithalles, où il atteint un minimum de puissance. Il est toujours étranger aux racines et aux feuilles. Le pédicelle fructifère en partage seul le privilège avec la tige, seulement, et il y aura lieu de revenir plus tard sur cette différence, ce cordon, qui est central et entouré de toutes parts par un endoderme spécial et par les tissus conducteurs, dans la tige, est ici latéral, exempt d'endoderme et complétement dégagé du faisceau libéro-ligneux qui se rend au sporocarpe. Il devient donc ici cortical, côtoie latéralement ce faisceau et va toujours s'épaississant, jusqu'au moment où il se fusionne, sur une large surface, avec la base scléreuse du sporocarpe, auquel il communique une grande fixité.

On le voit, la puissance de cette charpente est toujours en parfaite relation avec l'importance mécanique des parties. C'est l'éternelle application du principe de la corrélation de croissance. La nature est architecte habile. Peu prodigue de ses matériaux, elle en assure une sage distribution et fait ainsi règner, dans toutes ses œuvres, une harmonie parfaite.

Revenons à la tige. La partie cylindrique restante, séparée de la zone corticale par l'endoderme, *ed*, FIG. **2** et **5**, et du cordon central par un autre endoderme surnuméraire, *ed'*, FIG. **2** et **5**, qui lui est étroitement appliqué, est occupée par les tissus conducteurs, et présente, en coupe, FIG. **2**, l'aspect d'un faisceau libero-ligneux annulaire ayant du liber, *L* (leptome), en dehors et en dedans, du bois, *H* (hadrome), dans la zone intermédiaire.

Les éléments de l'hadrome ou du bois y affectent, en effet, une disposition en cercle discontinu et assez irrégulier, FIG. **2**, qui accuse confusément l'origine de cet anneau libéro-ligneux. Celui-ci résulte en effet de la fusion de cinq faisceaux primitifs parfaitement distincts sous le sommet végétatif : les uns ventraux, qui s'engagent dans les racines, les autres dorsaux, qui montent dans les feuilles.

Le liber, FIG. **2** et **5**, L, renferme des tubes cribreux très délicats et du parenchyme qui reste mou et peut offrir quelques grains de fécule. Le bois, FIG. **2** et **5**, H, est exclusivement formé de vaisseaux dont le diamètre n'est jamais considérable. Les uns, les plus nombreux, sont prismatiques et rayés, les autres sont cylindriques, spiralés et annelés.

(1) SACHS émettait déjà cet avis contrairement à l'opinion de HANSTEIN. Traité de botanique, trad. par VAN TIEGHEM, 1874, p. 508.

II. LA FEUILLE.

A quelque distance de son point d'insertion sur la tige, la feuille présente en coupe transversale l'aspect de la FIG. **6**. Le tissu parenchymateux, *pa*, avec son système aérifère y prend une grande prépondérance sur les tissus vasculaires. Ceux-ci sont réduits à un étroit faisceau libéro-ligneux concentrique, qui occupe l'axe de la feuille et ne subit aucune subdivision jusqu'au sommet de cet organe, enroulé en crosse, où se localise l'accroissement; en *S*, FIG. **7**, coupe longitudinale.

L'endoderme, *ed*, FIG. **6** et **5** en *f*, à droite, s'y manifeste aussi clairement que dans le tige par sa coloration brune. Le parenchyme cortical y est aussi amylacée, il reste toujours parenchymenteux comme dans la tige, et les canaux aérifères, *cn*, y prennent un tel développement, qu'ils ne sont plus circonscrits de toutes parts, que par une seule couche de cellules qui les sépare les uns des autres et les isole de l'épiderme, *ep*, et de l'endoderme, *ed*, qu'ils n'atteignent jamais. Les murs rayonnants unisériés ou cloisons, *cl*, présentent les mêmes méats intercellulaires et s'anastomosent de même entre eux obliquement dans tous les sens, de manière à couper les canaux plus ou moins transversalement, de loin en loin.

Grâce à ces anastomoses, les cloisons constituent un réseau assez irrégulier, dont les mailles circonscrivent des espaces ou chambres aérifères. L'épiderme, quoique plus délicat, offre la même disposition cellulaire et les mêmes stomates que dans la tige; inutile d'y revenir. Des poils, FIG. **7**, *pl*, s'y développent à quelque distance du sommet, mais ils sont fugaces.

La FIG. **5** présentant une coupe longitudinale qui passe à droite, en *A*, par la base de la feuille, *f*, et le centre de la tige *t*, dont l'orientation est indiquée par des flèches, suffit à réfuter l'idée d'une communication locale, à cet endroit, entre la moelle scléreuse de la tige et son écorce, grâce à une petite lacune dans l'endoderme, qui résulterait du départ du faisceau libéro-ligneux de la feuille (1). L'endoderme, *ed*, est en effet continu; il n'offre nulle part aucune solution, aucune issue et joue scrupuleusement partout son rôle protecteur des éléments vasculaires.

Sur toute la zone d'insertion de la feuille, le parenchyme cortical est un peu plus compact, les chambres aérifères plus petites, les cellules épidermiques plus hautes et moins longues, leurs membranes plus épaisses.

(1) Comme l'affirme VAN TIEGHEM d'une manière générale pour toutes les Marsiliacées. Traité de botanique, 1884, p. 1273.

III. LA RACINE.

La racine, blanche d'abord par l'absence de chlorophylle, prend, lorsqu'elle est adulte, une teinte brune uniforme dans toute son étendue et dans toutes ses parties; le faisceau libéro-ligneux central seul excepté.

Elle ne subit aucune espèce de ramification. Douée de géotropisme positif, elle s'enfonce verticalement dans le substratum, le sol ou l'eau où la plante végète.

Dans l'eau où cet organe se présente dans des conditions plus avantageuses pour l'étude, il atteint souvent quinze à vingt centimètres de long et conserve sur tout ce parcours une épaisseur sensiblement égale et qui ne dépasse pas un demi-millimètre.

La fécule y fait toujours défaut, on n'y constate pas davantage la présence d'autres corps figurés, de quelque nature que ce soit. Sauf les plus jeunes, qui ont un protoplasme très dense, les cellules ne présentent qu'un suc cellulaire abondant, qui les fait ressembler à des cellules vides.

Au centre de l'organe, *r*, **5**, du côté gauche, *B*, règne un faisceau libéro-ligneux concentrique très réduit, qui s'articule directement avec les tissus correspondants de la tige, *t*, sur la face inférieure, et est emboîté dès sa base, dans un endoderme, *ed*, qui est en continuité parfaite avec celui du rhizome.

On retrouve, dans l'écorce de la racine, les mêmes canaux aérifères qu'ailleurs avec cette différence cependant que les cloisons ne s'anastomosent pas entre elles et ne brisent ainsi aucunement la continuité de ces canaux. Il en résulte, dans cet organe, une régularité que l'on ne rencontre pas ailleurs. Une coupe transversale, pratiquée à quelque hauteur que ce soit, FIG. **8** et **9**, présente toujours ses douze cloisons, associées deux à deux et disposées tout à fait radialement. Ce nombre douze se retrouve dans les éléments cellulaires des deux couches parenchymateuses qui entourent l'endoderme.

C'est une conséquence du mode de croissance de la racine, dont aucune cause perturbatrice ne vient plus tard modifier l'étrange régularité primitive. Nous y reviendrons plus loin.

Les éléments de la coiffe, FIG. **10**, *cf*, s'exfolient assez rapidement pour n'occuper jamais le sommet de la racine que sur une faible longueur. Là, où cette exfoliation s'est produite, la couche pilifère, *cp*, développe ses poils

radicaux, qui nous ont toujours paru d'une ténuité extrême, *pr*, et dont l'existence n'est qu'éphémère. La dégénérescence de ces poils est bientôt suivie de la désorganisation de la couche pilifère elle-même, qui disparaît à son tour par lambeaux, FIG. 9, *cp*. Il ne reste plus alors pour limiter l'écorce et fermer extérieurement les canaux aérifères, qu'une seule couche de grandes cellules parenchymateuses, *pa*, dont la forme demeure sensiblement prismatique.

Nous voilà revenu aux canaux pour y signaler un élément d'un intérêt tout particulier.

Ce sont des poils internes, FIG. 9, *pi*, enroulés sur eux-mêmes, dans un plan perpendiculaire à l'axe de la racine. Ils dépendent des grandes cellules les plus périphériques des cloisons et n'en sont que des poches latérales.

Leur membrane résistante, sans être bien épaisse est finement chagrinée. Leur rôle paraît être exclusivement mécanique. Placés en travers des canaux et échelonnés de distance en distance, sur toute la longueur de la racine, sauf vers le haut, où le parenchyme cortical est plus fourni, FIG. 8, peut-être ont-ils pour fonction d'en tenir les parois écartées et de s'opposer à l'affaissement de ces cloisons délicates, en l'absence de tout élément scléreux.

Leur présence obvie sans doute au défaut d'anastomoses des cloisons qui assurent au tissu cortical de la tige et de la feuille une rigidité suffisante.

La nature subéreuse de ces poils ne permet pas d'ailleurs, ce semble, de les considérer comme des poils absorbants, dont ils sont probablement incapables d'exercer la fonction.

Les petits méats qui criblent les cloisons et en font une délicate dentelle, sont ici moins dilatés, moins arrondis que dans les autres organes. Ils prennent davantage l'aspect de petites boutonnières dont le grand axe est généralement orienté suivant le rayon de la racine.

Grâce à toutes ces particularités que l'examen relève chez cet organe : couleur brune, absence de fécule, forme allongée des cellules, disposition régulière des éléments, etc., son insertion sur la tige est nettement caractérisée, FIG. 5, *ll*. Le passage de la tige à la racine est encore accentué par une dépression subite, qui se produit à la base de celle-ci, et qui est due à la disparition des éléments cellulaires de la coiffe, et de la couche pilifère.

IV. LE SPOROCARPE.

Nous n'avons fait une courte analyse anatomique de la tige, de la feuille et de la racine, que subsidiairement, et pour y glaner les données nécessaires ou utiles à la parfaite intelligence du sporocarpe.

Nous nous arrêterons plus longuement à celui-ci, car il résume presque tout l'intérêt qui s'attache à la *Pilulaire*.

A. Le Pédicelle.

Le sporocarpe n'est point sessile; il est porté un peu obliquement, en haut et en avant, c'est-à-dire vers l'extrémité jeune du rhizome, par un pédicelle un peu arqué, de deux millimètres environ, dont la concavité est tournée vers la feuille, à côté de laquelle le fruit se montre. Son épaisseur est d'un peu moins d'un millimètre. Il va s'élargissant légèrement vers le haut, pour se souder, sur une plus grande surface, avec la base du sporocarpe proprement dit.

La FIG. **11**, PL. II, en donne une coupe transversale, vers le milieu, et montre, entre autres, un détail qu'il importe de relever dans cet organe. Nous voulons dire : la présence, au sein du parenchyme cortical, d'un puissant cordon de stéréome, *str*, qui longe le faisceau libéro-ligneux devenu latéral et situé du côté opposé à celui qui regarde la feuille. La lettre *F* indique, en effet, la position relative de la feuille, vis-à-vis de cet organe.

Ce cordon s'insère, FIG. **12**, en *k*, sur la moelle scléreuse de la tige, dont il traverse le cylindre libéro-ligneux. Pendant cette traversée, l'endoderme interne, *ed'*, se soude avec l'endoderme externe, *ed*, de ce cylindre, tout autour de la base du cordon scléreux pédicellaire, qui fait alors son entrée dans l'écorce, libre de tout revêtement endodermique.

Pour le reste, même faisceau libéro-ligneux, mêmes chambres aérifères, mêmes cloisons que partout; seulement tous les éléments corticaux deviennent plus compacts, plus résistants et échangent bientôt leur coloration vert-pâle primitive, contre une coloration brune définitive.

La coupe, PL. II, FIG. **12**, passant par l'axe du sporocarpe, *A*, au milieu de deux loges opposées, par le pédicelle, *B*, par la base de la feuille voisine, *C*, par la tige principale, *D*, *transversalement*, par la base d'une ramification, *E*, et par celle d'une racine, *F*, permet d'embrasser, d'un seul regard, les rapports anatomiques de tous ces organes, et particulièrement ceux que nous avons signalés tout à l'heure entre le pédicelle fructifère, la

tige et la feuille. Nous avons laissé en blanc la place, *LH*, des tissus conducteurs, pour la rendre plus évidente. Une simple ligne noire indique l'endoderme normal, *ed*, et surnuméraire, *ed'*, partout où il se trouve.

Ici se pose une question, qui a reçu dernièrement une réponse affirmative, mais dont la solution ne semble pas cependant définitivement acquise.

Faut-il considérer le sporocarpe comme un organe autonome, un rameau ou une feuille, ou bien comme une dépendance de la feuille voisine dont il ne serait que la partie fertile?

Juranyi et Gœbel se prononcent catégoriquement pour cette seconde hypothèse. Le premier, à défaut d'observations personnelles sur la genèse du sporocarpe, fonde uniquement son opinion, dit-il, sur ce fait que les tissus du pédicelle fructifère passent toujours directement dans ceux de la feuille qui se trouve derrière lui (1).

Le second, qui n'a pas su découvrir davantage la toute première ébauche du sporocarpe, se prononce néanmoins dans le même sens, parce que, affirme-t-il, dans un fruit relativement jeune, il a pu observer la soudure locale de son faisceau vasculaire avec celui de la feuille voisine, à la base de celle-ci (2).

Cette opinion, qui est aussi la nôtre, nous paraît plus acceptable que les preuves que ces deux savants tirent de l'anatomie de l'objet litigieux. Seule, croyons-nous, l'étude de la genèse de cet organe, peut permettre de trancher la question. Nous y reviendrons plus loin.

A s'en tenir maintenant aux données anatomiques, nous ne trouvons aucune raison sérieuse qui soit de nature à nous faire considérer le sporocarpe et la feuille voisine, comme deux segments d'un seul et même organe ou feuille complète, l'un stérile, l'autre fertile.

Ces deux segments n'ont en effet d'autre rapport anatomique que leur contiguité, et, que peut-on fonder sur un rapport semblable, quand on voit les vaisceaux libéro-ligneux de ces organes jouir d'un absolue indépendance mutuelle, dès leur base, et même, s'insèrer aux deux côtés opposés du cylindre vasculaire de la tige?

La communauté entre le pédicelle et la feuille n'est pas même établie par le tissu parenchymateux externe; car, dans le centre même du rhizome, le parenchyme cortical qui revient à chaque organe prend de suite son orientation propre, sous chaque insertion et tend à se dégager des parties voisines, auxquelles sa contiguité lui fait une loi de rester momentanément uni.

(1) Ueber die Gestaltung der Frucht bei *Pilularia globulifera*; Bot. Centralblatt, 1880.

(2) Ueber die Frucht von *Pilularia globulifera*; Bot. Zeit., 1882.

Nous en concluons, qu'à s'en tenir à l'examen anatomique de la plante adulte, la question de la dépendance du sporocarpe vis-à-vis de la feuille ne saurait être résolue, ou devrait l'être dans le sens négatif, surtout si l'on attachait plus d'importance qu'elle n'en mérite à la diversité de structure du pédicelle fructifère et de la feuille.

Mais, remarquons-le de suite, cette diversité de structure s'expliquerait suffisamment par la différence du rôle physiologique de ces deux organes, si on devait, pour d'autres raisons, les considérer comme deux segments d'une seule et même feuille.

Au reste, les différences anatomiques entre le pédicelle et la tige ou ses rameaux sont plus grandes encore.

B. Sporocarpe proprement dit.

Passons au sporocarpe proprement dit.

Nous en présentons à la planche II, FIG. **12**, une coupe longitudinale passant par le milieu de deux loges opposées, et FIG. **13**, une coupe transversale, à la hauteur indiquée par la flèche, à droite de la figure précédente.

La combinaison de ces deux figures permet d'en saisir la forme et de se rendre compte de la disposition relative des éléments qui le constituent.

Il n'est pas mathématiquement sphérique, son diamètre vertical est un peu plus grand que l'autre. Nous avons peut-être exagéré un peu cette différence dans la FIG. **12**.

La coupe transversale n'est pas non plus exactement circulaire; elle a plutôt l'aspect d'un dodécagone aux angles très émoussés, dont huit correspondent, deux par deux, au milieu des quatre valves, et les autres aux lignes de suture de celles-ci.

Voyons sa structure anatomique, c'est une de ces miniatures sur lesquelles on s'arrête volontiers.

Nous traiterons successivement de la *capsule* et de son contenu les *sporanges*.

1° *La Capsule.*

La capsule présente à sa périphérie une enveloppe résistante continue, qui ne laisse aucunement préjuger la division en quartiers dont elle sera le siège, lors de sa déhiscence. A l'intérieur de cette enveloppe, on remarque un tissu qui tranche sur le reste par ses caractères et par sa distribution nettement accusée en quatre massifs creusés d'autant de cavités remplies de sporanges, que, par analogie avec ce qu'on rencontre dans les plantes de la même classe, il convient d'appeler sores.

A. INDUSIES.

Le tissu dont nous venons de parler, V. FIG. **12** et **13**, constitue les indusies de ces sores. Il est formé d'un parenchyme homogène, très transparent, sans méats, à cellules polyédriques et délicates, dont les membranes minces se gélifieront plus tard, en même temps que le contenu cellulaire, sous l'action de l'eau, et provoqueront, par leur distension, la rupture du sporocarpe. Ces membranes sont constituées d'une substance qui n'est pas précisément de la cellulose, car elles se colorent momentanément en bleu par l'iode seul, comme l'a déjà fait remarquer METTENIUS(1). Cette propriété semble rapprocher cette substance de celle des membranes cellulaires de certains champignons, entre autres, du sommet des thèques de divers ascomycètes. Le chloro-ïodure de zinc, de même que l'iode aidé d'un acide, y détermine une belle coloration bleue permanente. Les couleurs d'aniline ne s'y fixent pas. L'acide sulfurique concentré les dissout, sans autre résidu que la membrane primaire que sa composition met à l'abri de l'action corrosive de cet acide.

Leur contenu n'offre aucune substance figurée. Le protoplasme lui-même y est très aqueux et refoulé à la périphérie par un suc cellulaire abondant. Il ne devient évident qu'après l'emploi de réactifs déshydratants qui le détachent de la membrane, où il était appliqué, et le ramènent au centre de la cellule, sous forme globuleuse, en expulsant le suc cellulaire.

B. VALVES OU ENVELOPPE EXTERNE.

Quant à l'enveloppe externe du sporocarpe, l'examen le moins attentif suffit à y faire reconnaître quatre zones, dont les caractères tranchés ne permettent point d'équivoque, I, II, III, IV, FIG. **12**, **13**, **16**.

C'est — 1° Une couche épidermique avec ses dépendances, poils et stomates (I).

— 2° et 3° Deux assises de cellules prismatiques très résistantes (II) et (III).

— 4° Une zone plus irrégulière et moins bien définie, vers l'intérieur, de parenchyme amylacé, que sillonnent les faisceaux libéro-ligneux (IV).

Nous parcourrons successivement ces différentes zones.

(1) Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen. Francfort, 1846, p. 30.

I. *L'épiderme et ses dépendances.*

L'épiderme est vu en coupe, sous un faible grossissement dans les figures d'ensemble **12** et **13**, et sur une plus grande échelle dans la FIG. **16**. Dans les FIG. **14** et **15**, il est présenté de face, en coupe optique.

Il se révèle comme formé de cellules prismatiques à face externe arrondie en calotte et recouverte d'une cuticule suffisamment épaisse, pour être aisément isolée par la macération modérée de SCHULTZE et prendre, après comme avant cette réaction, la coloration jaune caractéristique par le chloro-iodure de zinc, l'iode, la potasse caustique, l'acide nitrique, etc. Ces réactifs donnent la même coloration aux membranes cellulaires; ce qui prouve qu'elles sont subérifiées. D'ailleurs elles prennent et retiennent énergiquement les couleurs d'aniline, fuchsine et vert de méthyle; mais ne sont guère sensibles à l'action de la phloroglucine aidée d'un acide. Elles restent presque inattaquées dans l'acide sulfurique même concentré.

L'épiderme ne tarde pas à prendre naturellement une coloration brune uniforme, qu'il partage avec ses dépendances. Il contient de la chlorophylle et présente finalement quelques grains de fécule. Ses cellules sont de hauteur très inégale, à cause de la pression exercée par les poils sur celles avec lesquelles ils sont en contact.

Ces poils pluricellulaires articulés, de facture bizarre, dont nous nous contentons maintenant de figurer la forme adulte, reproduisent tous un type unique, dont nous donnons, FIG. **31** et **32**, PL. III, deux exemples de variantes. On reconnaîtra en *a*, leur cellule basilaire, en *b*, la cellule que l'on pourrait appeler pédicellaire, à cause de sa disposition vis-à-vis des autres qui la recouvrent toutes plus ou moins. La cellule terminale est effilée en pointe. Le poil est normalement droit; c'est le défaut d'espace qui nous l'a fait replier dans les figures précitées.

La FIG. **16** permet de voir dans une coupe longitudinale de l'écorce l'insertion d'un poil sur sa cellule basilaire, dont la membrane est fortement épaissie et dont la couleur brune est plus foncée que celle des cellules épidermiques voisines.

La FIG. **15** le montre de face, en place sur un fragment de l'épiderme. Elle présente en outre, également de face, plusieurs de ces cellules basilaires *cb*, que les poils laissent en place, lorsqu'ils sont violemment arrachés. Ils ne se désarticulent, en effet, jamais spontanément sur le fruit. C'est le seul organe sur lequel ils soient permanents.

Les stomates sont formés de deux cellules semi-lunaires plus aplaties, mais aussi plus allongées que les cellules épidermiques ordinaires. Celles-ci entourent immédiatement celles-là, en l'absence de cellules annexes, et les surplombent même un peu de manière à les cacher partiellement et empêcher qu'on ne les voie bien d'en haut dans leur ensemble.

Elles reprennent graduellement leur épaisseur normale à partir des stomates; ceux-ci se trouvent ainsi confinés au fond de petites dépressions de l'épiderme, comme le montre, en coupe transversale, la FIG. **17**, en coupe longitudinale, la FIG. **18**.

Ces stomates se rencontrent aussi bien sur les fruits submergés, que sur ceux qui se développent dans l'atmosphère. Ils sont de deux sortes; nous les figurons vus de face, en coupe optique, dans les deux FIG. **14** et **15**. Les uns, dont le rôle se réduit à la période de jeunesse du sporocarpe et qui plus tard deviennent inactifs; les autres, dont l'activité physiologique est permanente. Les premiers, FIG. **14**, sont plus petits; ils occupent les deux tiers supérieurs du fruit. Manquant de chambre stomatique, et ainsi de communications avec des tissus méatiques internes, leur activité se réduit à rien ou presque rien. Les autres ne se rencontrent que sur le tiers inférieur; ils sont plus allongés, FIG. **15**. Au dessous d'eux, il s'établit à travers les deux zones immédiatement inférieures (II et III), un conduit en entonnoir qui débouche par son ouverture évasée dans de grandes chambres stomatiques, *ch*, FIG. **17** et **18**, creusées dans le parenchyme amylacé sous-jacent (IV), et mises en communication avec le système aérifère largement développé dans ce parenchyme. La figure d'ensemble, **12**, montre assez clairement ces détails, pour qu'il soit inutile d'insister davantage. Notons seulement qu'ils est intéressant de voir avec quelle aisance la nature résout les difficultés qu'elle se crée, et réussit toujours à harmoniser parfaitement les différentes parties de ses œuvres.

II. *Première assise de cellules prismatiques.*

La seconde zone est la seule qui soit commune à toute l'étendue du sporocarpe. Elle l'enveloppe de toutes parts, même à sa base et lui donne sa forme, FIG. **12**, II. C'est, sous un grossissement plus fort, la zone II de la FIG. **16**. Elle est traversée dans son milieu par une ligne d'une réfringence différente, FIG. **16**, *a*, qui fait qu'on s'est demandé si cette zone n'est pas formée de deux assises cellulaires, dont les éléments seraient exactement superposés dans le sens du rayon.

Pour plus de clarté, nous rapporterons les explications qui vont suivre à la FIG. **19**, où nous avons indiqué la membrane primaire qui délimite les cellules et que certains réactifs permettent de mettre en évidence. Le trait *a* indique la ligne dont il vient d'être fait mention.

HANSTEIN (1), après METTENIUS, s'est occupé de cette question et lui a donné, avec certaines réserves, une solution négative. Cet auteur pense que c'est à l'étude du développement de cette couche qu'il appartient de lever les derniers doutes. Nous partageons cet avis, mais nous verrons plus loin que cette étude ne fait que confirmer ce que l'examen anatomique seul permet d'affirmer catégoriquement, à savoir : que cette zone est formée d'une seule assise de cellules prismatiques, dont les membranes subissent dans leur milieu un épaississement exagéré, au point de réduire à presque rien la cavité cellulaire en cet endroit. Une coupe pratiquée tangentiellement dans cette couche de cellules, à ce niveau, c'est-à-dire vers le milieu, présente en effet l'aspect de la FIG. **20**, où l'on voit la lumière des cellules réduite à ses dernières limites.

A partir du centre, l'épaisseur de la membrane diminue vers les deux extrémités symétriques de la cellule où la cavité reste assez large, comme le montre à sa façon la FIG. **21**, qui représente une coupe faite tangentiellement dans cette couche de cellules, vers sa limite interne ou externe.

Ce qui prouve qu'il n'y a là qu'une seule assise cellulaire, c'est tout d'abord l'examen attentif des éléments en coupe longitudinale, comme ils se présentent dans la FIG. **19**.

Cet examen suffit à faire constater que, d'une part, la ligne *a* est discontinue et n'intéresse que la membrane des cellules, et que, d'autre part, la cavité cellulaire ne subit dans sa longueur aucune solution de continuité.

On pourrait se contenter de cette double donnée, surtout si on la confirme par l'usage de l'acide sulfurique anglais, qui, après avoir dissout la membrane cellulaire, laisse en place, en lui conservant sa forme, le contenu protoplasmatique qui, pour être réduit, en son milieu, à un filament parfois d'une extrême ténuité, n'en est pas moins toujours tout à fait continu, FIG. **23**, *a*.

La pratique de la macération de SCHULTZE, c'est-à-dire l'ébullition plus ou moins prolongée dans un mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, en fournit une autre preuve.

(1) *Pilulariæ globuliferæ* generatio cum *Marsilia* comparata. Bonn, 1866, p. 16.

Quoiqu'on fasse par ce procédé, on n'arrive pas à cliver cette couche de cellules, suivant la ligne a qui la traverse dans son milieu. Celle-ci se retrouve avec ses caractères primitifs sur chacune des cellules prismatiques dissociées, sans que jamais elle soit le siège d'une division de la cellule en deux tronçons, FIG. **22**. Nous avons répété l'expérience trop de fois pour conserver le moindre doute à cet égard, malgré les réserves formulées par HANSTEIN.

Mais quelle est donc la nature de cette ligne?

Nous pensons qu'elle résulte d'une différence locale de composition de la membrane secondaire due à l'introduction passive dans celle-ci de corpuscules très réfringents, probablement de nature albuminoïde, qui à certain moment occupent le centre de toutes les cellules jeunes, absolument au même niveau suivant une ligne droite. Plus tard, ces granulations sont englobées dans la membrane et par celle-ci, au fur et à mesure qu'elle envahit la cavité cellulaire, pour s'y modifier d'une certaine façon, pour y subir apparemment une espèce de dissolution, en lui communiquant une réfringence plus grande.

Nous exposerons cette idée plus au long, dans la seconde partie.

Voyons maintenant la nature chimique des membranes cellulaires de cette couche. La cellulose entre pour la majeure partie dans leur composition; témoins, la coloration bleue qu'elles prennent aisément par le chloroïodure de zinc, comme par l'iode aidé d'acide sulfurique, et leur dissolution facile dans l'acide sulfurique anglais.

Il y a cependant autre chose, un peu de subérine, sans doute; car ces membranes se teintent par les couleurs d'aniline et jaunissent suffisamment par l'iode, l'acide nitrique, la potasse, pour ne pas laisser douter de l'existence de cette matière organique dans leur composition, du moins en petite quantité.

La phloroglucine additionnée d'un acide y est sans action.

En suivant l'action de l'acide sulfurique concentré sur ces cellules, on remarque que ce qui leur résiste le plus longtemps, c'est précisément la partie correspondant à la ligne *a* dont nous nous sommes occupé tantôt.

On distingue, en effet, longtemps encore après la disparition totale de la membrane, un petit anneau autour du protoplasme non attaqué de la cellule, dans son milieu, FIG. **23**, *b*.

La résistance de cette partie à ce corrosif énergique confirmerait peut-être l'hypothèse émise plus haut au sujet de sa nature.

III. *Deuxième assise de cellules prismatiques.*

La couche sous-jacente, la troisième, FIG. **16** et **19**, III, présente des caractères chimiques qui, pour être analogues à ceux de la couche précédente, II, sont loin de leur être identiques. La cellulose y est beaucoup moins pure; la subérine l'imprègne en quantité suffisante, pour la rendre presque réfractaire à l'action dissolvante de l'acide sulfurique, ou du moins, pour conserver aux membranes leur forme après la dissolution de la cellulose.

Ce n'est guère qu'après la macération dans l'acide nitrique et le chlorate de potasse bouillant, que les membranes de cette couche sont bien colorées par le chloro-iodure de zinc. On sait en effet que cette macération dissout les matières organiques incrustantes, sans porter atteinte à la cellulose.

A l'état naturel, cette couche présente la même coloration jaune-brun uniforme, que les deux couches qui lui sont superposées. Ses éléments anatomiques sont aussi des cellules prismatiques; mais leurs dimensions sont plus considérables dans tous les sens. Dans les figures déjà citées, les grandeurs relatives des différents éléments ont été suffisamment observées, pour qu'il soit inutile de les déterminer davantage. Il suffira d'y renvoyer. On remarquera que cette zone n'est plus, à strictement parler, une seule couche de cellules, car on y voit souvent deux cellules superposées, et en quelque sorte complémentaires l'une de l'autre.

On y trouve un contenu transparent, avec quelques granulations protoplasmatiques et des grains de fécule en petite quantité.

La FIG. **26** montre en coupe optique les cellules dissociées par la macération de SCHULTZE.

La FIG. **24** en est une coupe transversale, vers le milieu, où les épaississements cellulaires sont plus marqués.

La FIG. **25** reproduit une coupe pratiquée transversalement vers le sommet de ces cellules, et fait voir la minceur relative de leurs membranes, à ce niveau.

La continuité de cette couche, comme de la précédente, n'est brisée que sous les stomates, dont il a été question déjà.

A la base du sporocarpe, elle disparaît comme telle, mais se retrouve modifiée et amplifiée dans le tissu à éléments prismatiques et sans méats, qui se développe en cet endroit, comme le montre la FIG. **12**, en passant par des transitions insensibles à la couche amylacée sousjacente.

On remarquera, sur la même figure, au sommet du fruit, un petit massif de ce même tissu non méatique, mais il n'appartient pas à la zone dont nous venons de parler; car celle-ci conserve en cet endroit ses caractères ordinaires et une délimitation bien nette.

IV. *Couche de parenchyme amylacé et tissus conducteurs.*

Cette couche, indiquée par le chiffre IV dans les différentes figures qui s'y rapportent, a une puissance variable, qui atteint son maximum le long des faisceaux libéro-ligneux qui la sillonnent, FIG. **13**; son épaisseur diminue aussi sensiblement de la base vers le sommet du sporocarpe, FIG. **12**.

Ses membranes cellulaires médiocrement épaissies et irrégulières dans leur contour sont de cellulose presque pure, comme le prouvent leur dissolution facile dans l'acide sulfurique anglais et leur coloration immédiate par le chloro-ïodure de zinc.

Elles prennent cependant légèrement les couleurs d'aniline; ce qui suffit à y faire reconnaître un peu de matières organiques incrustantes, probablement de la subérine.

La fécule ne tarde pas à s'y amasser en grains nombreux de grosseur moyenne.

Ce parenchyme très lacuneux constitue un système aérifère fort important, car c'est par lui que tous les tissus internes sont mis en relation avec l'atmosphère extérieure à l'aide des rares stomates qui perforent, de loin en loin, les deux couches résistantes sous épidermiques, dans le tiers inférieur du fruit. Grâce à lui, ces tissus peuvent opérer les échanges gazeux, sans lesquels l'asphyxie les tuerait au centre du sporocarpe. La FIG. **12** est très apte à montrer comment l'atmosphère même des cavités sorales, *cs*, est mise en relation avec l'extérieur, par ce parenchyme, qui pousse jusque dans ces cavités un mamelon allongé verticalement, *pt*, sur lesquels les sporanges, *spg*, se développent, et qu'aucun autre tissu non méatique ne recouvre. Ce mamelon s'appelle souvent placenta.

Cette couche a le privilège exclusif des tissus conducteurs, elle seule les héberge, depuis leur entrée dans le sporocarpe jusqu'à leur terminaison sous son sommet.

Ces tissus pénètrent, comme l'a fait remarquer BRAUN (1), dans le fruit sous la forme d'un seul faisceau libéro-ligneux, celui du pédoncule. Latéral

(1) Untersuchungen über die gattungen *Marsilia* und *Pilularia;* Monatsber. der Akad. Berl., 1870.

dans cet organe, FIG. **12**, il décrit, vers le haut, une courbe légère, qui le ramène au centre, traverse la seconde couche corticale, II, du sporocarpe, en éprouvant un étranglement très marqué, et ensuite chemine encore un peu verticalement avec ses mêmes caractères. Bientôt, FIG. **27**, il subit une double bifurcation dans un plan perpendiculaire à sa direction primitive. Chacun des rameaux ainsi obtenu, *a*, *b*, *c*, *d*, s'engage alors dans une des quatre valves et, par des processus variés, subit une tripartition, dont les éléments divergent immédiatement pour monter dans la capsule fructifère, suivant ses méridiennes, converger ensuite vers le haut, et se souder finalement, sur un parcours plus ou moins long, sous le sommet, FIG. **28**, après avoir opéré une petite courbe rentrante, qui les ramène un peu vers le centre de l'organe, FIG. **12**. Le rameau qui occupe la partie médiane de chaque valve, envoie dans le mamelon parenchymateux ou placenta sur lequel les sporanges s'insèrent, un prolongement qui s'y distribue assez irrégulièrement et reste sans issue (même figure).

La FIG. **29** est plus instructive encore, et remplace avantageusement toute description. Elle reproduit d'une manière schématique, mais exacte, les grandes lignes de l'appareil conducteur du fruit, tel qu'on l'obtiendrait si on élaguait tous les autres tissus par une macération appropriée. Elle est assez claire par elle-même, croyons-nous, pour que toute explication soit superflue.

La FIG. **30** montre en coupe un de ces faisceaux libéro-ligneux concentriques, on y reconnaît aisément les mêmes éléments que partout ailleurs, y compris l'endoderme, ici aussi nettement distinct des tissus voisins par sa coloration brune.

2° *Les Sporanges.*

Après le contenant, le contenu. Après la capsule, les sporanges.

Les sporanges sont des poches ovales, piriformes ou plus ou moins sphériques, mais souvent déformées par des pressions latérales, et constituées d'une seule couche de cellules aplaties à contours polygonaux ou très faiblement sinueux, FIG. **33**, PL. III. Les membranes minces et élégamment ponctuées sur les faces latérales, FIG. **34**, sont suffisamment cuticularisées sur la face extérieure, pour prendre la coloration jaune caractéristique par l'iode et pour rester insensible à l'action du chloro-ïodure de zinc qui n'y détermine que la coloration jaune propre à l'iode.

A la maturité chaque cellule renferme quelques grains de fécule. On trouve dans chaque loge, pour constituer chaque sore, des sporanges de deux sortes : des macrosporanges en bas, de quinze à vingt; des microsporanges en haut plus nombreux, quarante à cinquante généralement.

A côté des sporanges fertiles, il n'est pas rare d'en rencontrer de stériles, dont l'évolution a été arrêtée par la dégénérescence plus ou moins prématurée de la cellule centrale ou de ses produits de segmentation.

Ainsi évidés, ces avortons ne se flétrissent pas vite. Ils conservent longtemps encore leur turgescence et se maintiendraient dans leur forme, si les pressions qu'ils subissent de la part des sporanges fertiles n'en provoquaient l'affaissement.

A. MACROSPORANGES.

Le macrosporange fertile affecte le plus souvent une forme brièvement ovale ou vaguement sphérique. Il est porté par un pédicule généralement court mais assez épais. A la maturité, il ne renferme, peut-on dire, pas autre chose qu'une macrospore avec ses multiples membranes. — Il faudrait ajouter, pour être exact, qu'on y retrouve en plus les derniers vestiges des tétrades stériles, qui ont été refoulées de plus en plus vers la périphérie, et restent finalement étroitement blotties contre la paroi sporangiale. Nous n'en dirons rien maintenant, nous réservant d'en parler plus à propos, dans l'étude de l'évolution des sporanges.

Avant la maturité complète, on remarque autour de la macrospore les restes non utilisés du plasmodium, dans le sein duquel elle s'est formée.

La FIG. **35** en est une vue générale, abstraction faite de ses membranes gommeuses externes.

La FIG. **36** en est une coupe microtomique dans le sens de son grand diamètre. Elle permet de saisir d'un seul regard, son contenu et ses membranes avec leur structure propre, leur puissance relative, leur disposition dans l'ensemble. Il suffira d'en dire ici quelques mots.

Le contenu est un protoplasme, *pr*, dense et très riche en huile, *h*, dans le sein duquel sont plongés des grains de fécule nombreux et de grosseur fort égale, *f*.

L'huile s'en exprime très aisément, par une pression de la spore suffisante pour en provoquer l'éraillement des membranes. La solution alcoolique d'anchusine permet de la reconnaître sans peine dans le protoplasme lui-même, en lui communiquant une belle coloration rouge, qui n'est partagée, dans le cas présent, par aucune autre substance.

Les grains de fécule s'y reconnaissent suffisamment par leur aspect particulier, leur forme, leur hile, leurs couches concentriques, leur action sur la lumière polarisée, pour qu'il soit superflu de s'assurer de leur nature par l'emploi d'une solution aqueuse d'iode, qui y détermine d'ailleurs immédiatement la coloration bleue caractéristique. La potasse les gonfle démesurément et les dissout partiellement, en laissant un squelette membraneux d'amylo-dextrine assez important, auquel l'iode communique la belle coloration rouge-cuivre que l'on sait. On s'explique ainsi comment la coloration donnée par l'iode aux grains de fécule intacts est plutôt violette que bleue; celle-ci n'étant propre qu'à la granulose qui n'est pas ici en majorité considérable.

Ces grains de fécule très abondants dans toute l'étendue de la spore sont cependant moins serrés et plus petits aux abords du noyau, *n*. Celui-ci est assez volumineux. Il occupe la partie retrécie de la cellule, vers le haut, et ne peut guère être mis en évidence que sur des coupes microtomiques passant dans son voisinage; ce qui nous a toujours paru difficile à obtenir, à cause de la nature plastique du contenu de la spore, que l'on ne réussit guère à fixer et durcir suffisamment, pour en obtenir des coupes nettes, maintenues en place à l'intérieur de l'enveloppe.

Cette enveloppe présente une profusion luxueuse de détails, qui en font une parure d'une remarquable beauté.

Elle est formée de cinq membranes à structure variée, dont la formation résume presque tout l'intérêt qui s'attache à l'évolution de la spore.

1° La plus interne ou endospore est homogène dans toute son étendue, présente partout une épaisseur sensiblement égale et affecte une coloration brune uniforme, FIG. **36**, *m*.

Sa forme dans son ensemble est plus ou moins ovale, mais légèrement étranglée vers les deux tiers supérieurs. Son extrémité amincie offre en outre une petite dépression en ombilic.

Elle oppose une grande résistance au rasoir et reste réfractaire par sa cutinisation profonde, à l'action des agents les plus corrosifs, sauf l'acide chromique qui la dissout assez rapidement. C'est la membrane propre de la spore, la seule dont la formation soit centripète. Les quatre autres se sont établies successivement par voie centrifuge, suivant un processus dont l'exposé trouvera sa place plus loin. Il n'est pas difficile de retrouver dans les détails de leur structure l'histoire même de leur formation. Elles constituent l'exospore.

2° La première, m', est jaunâtre ou presque blanche, de nature molle et plastique. Son épaisseur (1) est uniforme sur les deux tiers inférieurs de la spore, mais s'accroît vers le haut, là ou la spore se rétrécit, de manière à combler la faible dépression qui en résulte et à prendre un contour externe plus régulièrement elliptique. Au sommet de la spore elle fait défaut (2), ou n'est représentée que par quelques filaments étirés de la même matière plastique qu'elle. Elle accuse dans toute son étendue une structure confusément réticulée, dont les mailles seraient un peu écrasées dans le sens du rayon de la spore. Cette structure réticulée devient évidente sur des coupes, qui ont un peu souffert dans les manipulations. Malgré sa plasticité, en effet, cette membrane ne tarde pas à s'érailler par la distension et présente d'une manière palpable son réticulum brisé sur les parties distendues, FIG. **38**.

3° La seconde, m'', est plus ouvragée. Elle est formée d'une substance jaune très-résistante, qui semble être de la cutine presque pure, et présente une structure gauffrée des plus élégantes, qui résulte de loges prismatiques juxtaposées, orientées suivant le rayon de la spore et fermées en haut par une mince membrane soulevée en calotte de la même nature que les cloisons latérales.

Une coupe pratiquée dans cette membrane, tangentiellement à la spore, présente le carrelage un peu irrégulier de la FIG. **39**. Les lignes de ce carrelage sont données, dans la coupe, par les cloisons latérales des petites logettes qui forment la membrane. Il n'y a dans ces logettes aucune substance solide ou liquide. On n'y trouve qu'une substance gazeuse qui, par la différence de son indice de réfraction avec celui des autres substances de la spore, rend cette couche difficilement pénétrable aux rayons lumineux et lui enlève sa transparence. On peut faire disparaître cette opacité naturelle par l'introduction d'un liquide quelconque dans ces petits espaces; comme permettent de le faire sans peine la potasse caustique et la glycérine, qui augmentent, en outre, la transparence de tout le reste.

L'épaisseur de cette membrane s'accentue un peu à la base de la spore, mais acquiert sa plus grande puissance suivant une zone assez large qui en occupe le tiers supérieur, à l'exception du sommet. Là, elle se soulève, s'amincit de plus en plus et se plisse longitudinalement comme la partie nouée d'un sac, en circonscrivant une petite cavité de forme irrégulière, *c*. Elle forme ainsi, en cet endroit, une espèce de poche fermée, qui s'ouvrira

(1) SACHS lui donne une épaisseur beaucoup trop faible. Traité de Botanique trad. 1874, p. 523.

(2) SACHS, au contraire, lui attribue à tort la papille qui surmonte la spore. Loc. cit. p. 522.

en haut, lors de la germination, pour livrer passage au col de l'archégone développé à sa base. La FIG. **40** en est une coupe transversale, vers le milieu. Elle permet de se rendre compte du système des plissements qui s'y produisent.

La coupe, FIG. **41**, pratiquée au sommet de la spore un peu en dessous de la naissance de la papille, *p*, montre sur sa limite ondulée interne, la première manifestation de ces plis.

4° La troisième membrane de l'exospore fait défaut au sommet de la spore, au-dessus de la papille qui est formée en cet endroit par la membrane sous-jacente et qui détermine le sommet organique de la macrospore. Elle revêt étroitement cette membrane gauffrée et s'y moule en prenant en creux, sur sa face interne, le relief de la face externe de celle-là, FIG. **36**, *m'''*.

La substance molle, transparente, dont elle est formée, paraît être de nature gommeuse, si l'on tient compte de la manière dont elle se colore par l'alun carminé.

Ce serait alors une gomme presque insoluble dans l'eau, car, s'il est vrai que ce liquide la gonfle tout d'abord un peu, au premier contact, il n'est pas difficile de s'assurer qu'un séjour de plusieurs semaines dans l'eau froide ne semble guère la modifier. D'autres part, certaines réactions paraissent la rapprocher de la cellulose.

Comme elle, elle prend une riche coloration bleue par l'iode additionné d'acide sulfurique fort, comme aussi par le chloro-ïodure de zinc. L'iode seul ne la colore pas. L'acide sulfurique l'attaque difficilement; la potasse caustique, au contraire, la gonfle et la dissout plus vite. Ces deux réactifs sembleraient donc l'éloigner de la cellulose.

A première vue, elle semble homogène ou légèrement striée radialement. C'est l'aspect que nous lui avons donné dans la FIG. **36**. Mais, un examen plus attentif lui fait bientôt reconnaître une structure réticulée. Les trabécules de ce réticulum très grosses, hyalines et diffluentes s'anastomosent fort obliquement en circonscrivant des mailles très réduites, extrêmement peu larges, mais beaucoup plus allongées relativement dans le sens radial. Ces mailles sont généralement comblées par la substance même des trabécules; cependant elles renferment encore parfois quelques petites granulations incolores, douées d'une réfringence différente, ce qui les rend apparentes.

Ces granulations sont souvent superposées les unes aux autres en petites séries radiales, dans les mailles étroites, qui sont elles-mêmes disposées radialement et ce sont elles, bien plus que les trabécules, qui donnent à la membrane son apparence radiée.

On a parlé aussi de stries concentriques dans cette membrane (1). Ces stries, fort diffuses, très estompées, ne s'observent que sur la spore soumise dans son ensemble à l'examen microscopique, et se déplacent suivant les mouvements de l'instrument, dans la mise au point.

Elles nous paraissent être tout simplement un effet d'optique et résultent de la réfraction des rayons lumineux qui traversent tangentiellement la masse sphérique de cette substance, sur des épaisseurs de plus en plus faibles.

Ces stries ne se retrouvent pas sur les coupes, alors que les rayons lumineux la traversent partout sur une épaisseur uniforme. C'est la combinaison de ces deux systèmes de stries radiales et concentriques qui a fait attribuer à cette membrane, entre autres par Sachs (2), une structure prismatique.

Nous croyons cette interprétation peu fondée.

Quant à la structure réticulée, dont nous avons parlé plus haut, sa constatation est rendue fort difficile par l'homogénéité de la masse, qui tient d'une part à la grosseur des trabécules, lesquelles vont toujours s'épaississant et diffluent dans les mailles, et d'autre part à la rareté des substances de nature différente, renfermées dans les mêmes mailles. Nous trouverons d'ailleurs plus loin, dans l'étude de la formation de cette membrane, une confirmation de cette interprétation.

5° Vient enfin, la quatrième et dernière (3) membrane de l'exospore, FIG. **36**, m''''. Nous ne pourrions mieux en définir la forme qu'en disant qu'elle achève de remplir le sporange, en comblant tout l'espace laissé libre entre la spore, telle que nous la connaissons maintenant, et la paroi du sporange. A la maturité complète, celle-ci s'y applique étroitement et s'y incruste en quelque sorte.

C'est à peine si l'on retrouve, à quelques endroits, les derniers vestiges des tétrades stériles, qui se sont flétries dès la première étape du développement de la macroscope privilégiée, sans subir, comme le protoplasme du syncytium sporangial, les transformations chimiques et physiques qui en ont fait successivement la série des membranes externes de la macrospore, suivant le processus que nous étudierons plus tard.

Cette membrane ne révèle aucune structure, nous l'indiquons dans la

(1) Entre autres Arcangeli : Sulla *Pilularia* e la *Salvinia*; Nuovo Giornale bot. Ital., VIII, 1876.

(2) Traité de Botanique, p. 522.

(3) Sachs n'en parle pas. Il ne reconnaît donc pas à la substance, dont nous voulons parler, la valeur d'une couche de l'exospore. Nous légitimerons plus loin notre manière de voir.

FIG. 36, par un pointillé régulier, non pas pour lui donner son aspect propre, mais tout simplement pour marquer sa présence d'une façon quelconque.

La nature gommeuse de cette membrane semble résulter, au même titre que pour la précédente, de la coloration rouge permanente que lui confère l'alun carminé.

Il y a loin cependant de cette analogie à une identité de composition de ces deux membranes. La troisième, avons-nous dit, est peu modifiée par l'eau; celle-ci, au contraire, la quatrième, est d'une sensibilité extrême à son action. Elle se gonfle immédiatement d'une manière excessive et provoque à l'instant la rupture du sporange. De là résulte, même normalement, la mise en liberté de la spore. On voit donc que cette membrane est beaucoup moins une superfétation d'ornement, qu'un instrument précieux au service de la cellule reproductrice.

Les petites masses de gelée sorties de différents sporanges conservent longtemps, même dans l'eau, vis-à-vis des autres avec lesquelles elles sont en contact, leur individualité.

Ce n'est qu'après un assez long séjour dans l'eau, probablement à la suite d'une modification chimique survenue dans sa composition, que cette substance commence à diffuser pour se dissoudre complétement.

La différence de nature des deux dernières membranes, déjà établie par leur inégale sensibilité, est encore mieux mise en relief par l'action du chloro-ïodure de zinc.

Ce réactif communique, en effet, à la quatrième, une coloration jaune qui tranche nettement sur la belle coloration bleue que prend la troisième sous l'action du même agent chimique. De là, un moyen très élégant pour les distinguer l'une de l'autre.

On pourrait se méprendre aisément sur la nature et même sur l'existence de cette dernière membrane, si l'on ne prenait soin de ne la rechercher que sur des spores tout à fait mûres. Cette membrane ne se forme en effet que très tard, alors que la spore a déjà acquis ses dimensions définitives et que les autres couches de l'exospore sont déjà parfaitement constituées. Même chez des sporanges empruntés à un fruit, qui extérieurement semblerait avoir atteint le terme de son évolution, on pourrait ne trouver à sa place qu'une couche de protoplasme spongieux auquel l'iode communique, à l'instant, une coloration jaune très vive.

Notons, en terminant, que si la macroscope est, en règle générale, orientée dans le sporange, de manière à avoir sa papille du côté opposé au pédicelle, elle a cependant parfois une orientation diamétralement opposée.

B. MICROSPORANGES.

Les microsporanges affectent généralement la forme d'une massue; ils sont portés par un pédicelle plus long, mais plus mince que celui des macrosporanges, sans jamais être réduits cependant à une seule rangée de cellules superposées.

Ils donnent asile chacun à soixante-quatre microspores, qui, à la maturité, les emplissent entièrement. Le développement parallèle et identique de toutes ces spores, ne permet entre elles aucune différence.

Il suffira donc d'en décrire une seule.

Les FIG. **42**, *a*, *b*, *c*, montrent la microspore dépouillée de ses deux membranes gommeuses, sous un grossissement de 350 diamètres environ. Elle porte sur un côté, *c*, trois facettes séparées par autant de lignes saillantes. Ce caractère, contracté à son origine même, et conservé à toutes les phases de son évolution, constitue un témoignage permanent de sa naissance par division tétraédrique d'une cellule-mère.

La nature lui a fait une parure imitée de celle de la macrospore; mais plus modeste. Comme elle, elle a une membrane propre ou endospore revêtue d'une exospore fort jolie.

L'endospore, en tout identique pour l'homogénéité, la couleur, la composition et la résistance à celle de la macrospore, prend une épaisseur assez marquée, dont l'uniformité n'est brisée que par les trois lignes saillantes, qui déterminent sur un côté de la spore les facettes dont il a été question; en coupe optique, FIG. **43**, *a*. Son contenu est un protoplasme rare, *pr*, très aqueux, avec un noyau, *n*, généralement réfoulé vers la périphérie.

Ce n'est qu'au commencement de la germination que ce contenu devient une image amoindrie de celui de la macrospore. C'est alors seulement qu'apparaissent de petits grains de fécule, *f*, au sein d'un protoplasme plus nourri, *pr*, FIG. **43**, *b*.

Nous sommes porté à reconnaître à son exospore la même multiplicité de couches qu'à celle de la macrospore. Les doutes ne sauraient s'élever qu'au sujet de la première, la plus interne.

Nous croyons la reconnaître dans la zone extrêmement étroite et d'aspect homogène, FIG. **44**, *m'*, qui sépare l'endospore, *m*, de la membrane cutinisée et radialement striée, *m''*, qui est évidemment l'analogue de la seconde couche de l'exospore chez la macrospore.

Il est aisé de constater en effet que ces stries n'aboutissent pas vers l'intérieur à l'endospore. Celle-ci semble recouverte d'une mince couche de

matière plastique dans laquelle les éléments de la membrane gauffrée viennent se perdre et se fusionner. C'est grâce à cette mince couche plastique que, sous l'action des réactifs déshydratants, l'endospore peut se séparer de la membrane gauffrée sur une moitié de sa surface pour se replier sur elle-même, en prenant la forme d'un ménisque hémisphérique dessiné en coupe, FIG. **43**, *d*, sans entraîner la membrane externe dans ce mouvement. La séparation des deux membranes, *m* et *m''*, se fait naturellement dans la zone de moindre résistance, *m'*, qui correspond précisément à la première couche de l'exospore dont nous parlons.

Dans les spores jeunes, la membrane gauffrée n'ayant pas encore acquis sa rigidité définitive suit très aisément l'inflexion de l'endospore provoquée dans les mêmes circonstances, FIG. **43**, *c*.

Il est à peine utile de faire remarquer que l'aspect de la microspore ainsi obtenu n'est pas normal. C'est toujours le résultat d'une contraction par soustraction d'eau. Aussi, est-ce pour n'avoir étudié que des matériaux conservés dans l'alcool que des auteurs ont attribué aux microspores des *Salvinia* et des *Marsilia* la forme d'un ménisque; et nous verrons plus loin, dans l'étude du développement, comment ces auteurs, mal servis par des matériaux altérés, n'ont pu donner à ces curieuses formations l'interprétation précise qu'elles comportent.

La couche *m''*, la seconde, si l'on admet l'existence réelle de le première, présente, bien que dans des proportions beaucoup moindres, la structure gauffrée que nous avons décrite dans la macrospore. Son épaisseur est à peu près uniforme dans toute son étendue.

Elle est creusée d'une couche de très petites alvéoles, circonscrites de toutes parts par des lamelles très minces d'une espèce de cutine brunâtre, en tout semblable à celle de la macrospore. Comme elle, elle résiste aux dissolvants les plus énergiques.

L'existence de la troisième, *m'''*, FIG. **44**, ne saurait être contestée malgré sa grande ténuité, sa complète transparence, son identité d'aspect, à l'état naturel, avec l'épaisse membrane homogène qui la recouvre.

On la met, en effet, fort aisément en évidence par le chlorure de zinc iodé, comme aussi par l'iode et l'acide sulfurique. Ces deux réactifs lui communiquent une belle coloration bleue, qui ferait croire qu'elle est formée de cellulose, si la coloration rouge qu'elle prend avec l'alun carminé ne prouvait que cette cellulose a déjà subi un commencement de gommification. Grâce à cette coloration, qui est exclusivement propre à cette couche, sa

forme peut être reconnue sans peine. On n'est pas peu étonné de la trouver irrégulièrement mamelonnée. Les proéminences qu'elle présente sont généralement arrondies, mais aussi parfois étirées en filaments ténus qui sillonnent radialement la substance gommeuse homogène de la couche, m'''', la plus externe.

Celle-ci, la quatrième, a, comme dans la macrospore, une puissance relative considérable; elle présente le même aspect, la même composition, la même homogénéité, les mêmes réactions que là, et joue un rôle identique. Elle sert, en effet, à la dissémination des spores par la rupture du sporange qu'elle provoque, à la suite du gonflement considérable qu'elle prend sous l'action de l'eau.

Comme le montre la FIG. **44**, ses contours externes, en coupe optique, sont polygonaux. Cela tient à la juxtaposition immédiate des spores à l'intérieur du sporange et aux pressions réciproques qu'elles exercent les unes sur les autres. Souvent on trouve par ci, par là, entre les spores, des lamelles ramifiées de protoplasme ratatiné et durci. Ce sont, comme nous en aurons plus loin la preuve, les derniers vestiges du symplaste primitif. Ils se colorent vivement en jaune par l'iode, et leur présence rend facile la reconnaissance des limites respectives des différentes microspores. Sans cette circonstance, si l'on bornait son examen à des microsporanges complétement mûrs, on serait facilement amené à donner à leur contenu une interprétation différente de celle-ci et à n'y voir qu'une gelée homogène dans laquelle les spores réduites à leur membrane gauffrée seraient presque uniformément réparties.

L'analogie étroite, que nous avons constatée, au cours de ce rapide exposé anatomique, entre les deux sortes de sporanges et leur contenu, se manifestera mieux encore, plus tard, par le parallélisme complet de leur développement.

DEUXIÈME PARTIE.

Genèse et développement

DU SPOROCARPE ET DE SON CONTENU : LES SPORANGES ET LES SPORES.

Préliminaires.

L'anatomie de la pilulaire esquissée dans ses grands traits, comme nous venons de le faire, doit suffire, pensons-nous, pour guider dans l'étude de son développement.

C'est le plan, le style dans lequel il est conçu, ses grandes lignes architecturales, la nature des matériaux employés, leur distribution dans l'ensemble. Il reste à rechercher le procédé mis en œuvre par la nature, pour réaliser ce plan, étudier les activités qu'elle met en jeu, analyser les différentes étapes de cette élaboration lente et chercher à surprendre dans leur intimité ces phénomènes intéressants qui se succèdent dans une coordination harmonieuse.

Après avoir rappelé les quelques notions les plus essentielles sur la formation des organes végétatifs, nous nous occuperons plus specialement de l'appareil fructifère.

I. ORGANES VÉGÉTATIFS.

a. Bourgeon. Nous nous transporterons donc de suite au bourgeon terminal. Mais quelles difficultés, il présente à l'étude! Son infime petitesse, l'abondance des éléments qui s'y pressent, l'enroulement des jeunes feuilles sur elles-mêmes, leur superposition les unes aux autres, dans tous les sens, l'insertion rapprochée sur un axe extrêmement réduit d'organes rudimentaires les plus disparates : feuilles, fruits, racines, bourgeons latéraux avec les rudiments de plusieurs mérithalles; tout cela constitue un enchevêtrement dont l'extrême délicatesse des cellules rendrait déjà l'analyse difficile. Mais ce qui complique singulièrement la difficulté, c'est l'abondance de poils dont

le développement précoce et exagéré sur l'axe et les organes rudimentaires semble vouloir dérober ceux-ci aux regards investigateurs et en cacher le premier épanouissement, sous le mystère d'un voile impénétrable. Il est tout au moins étrange, après cela, d'entendre HANSTEIN (1) dire que le bourgeon de la *Pilulaire* n'est pas, comme celui des *Marsilia*, recouvert d'une infinité de poils qui en rendent l'observation difficile. Nous croyons au contraire, pour l'avoir constaté par nous-même, que tout l'avantage est du côté des *Marsilia*. Leurs bourgeons, en effet, outre qu'ils ont un volume beaucoup plus considérable, présentent dans toutes leurs parties, même les plus jeunes, une rigidité, une turgescence qui est partagée par les poils et qui facilite singulièrement la pratique des coupes minces. Or, on le sait, ces coupes minces sont de précieux éléments d'étude.

Si l'examen du bourgeon de la *Pilulaire* est peu instructif, l'étude des coupes fines, déjà difficiles à obtenir, à cause de la délicatesse des tissus, même après durcissement préalable, ne manque pas de présenter de grandes difficultés et ne fournit que lentement des résultats partiels dont la coordination est laborieuse.

Il serait puéril de vouloir représenter dans une figure d'ensemble tous les éléments intéressants d'un bourgeon.

Nous nous contenterons de reproduire, FIG. **45**, PL. III, dans ses traits essentiels une coupe, qui permet de se rendre compte de la formation du faisceau libéro-ligneux cylindrique de la tige par l'accolement des faisceaux particuliers des divers organes autour du centre. Le cordon scléreux axial doit y prendre naissance d'une manière indépendante, grâce à un méristème spécial, car un endoderme propre le circonscrit de toutes parts.

Cette coupe appartenant au bourgeon terminal d'un rameau jeune latéral, il ne faut pas s'attendre à y trouver l'ébauche d'un fruit. Il est facile, en effet, de se convaincre, par l'examen d'une plante entière de *Pilulaire*, que les premiers mérithalles des rameaux formés au niveau de chaque feuille, sur l'axe primaire, pendant le développement de celui-ci, sont toujours stériles. Ces rameaux sont généralement frappés d'un arrêt de développement peu après leur apparition.

Ce n'est souvent que l'année suivante, au printemps, qu'ils reprennent leur développement, deviennent axes primaires à leur tour, par la disparition de celui qui les a produits, et portent des fructifications.

(1) *Pilulariæ globuliferæ* generatio cum *Marsilia* comparata, Bonn, 1866, p. 14.

Cette FIG. **45** présente, en *A*, le sommet végétatif, la cellule apicale de l'axe; en *B*, les rudiments d'une feuille jeune; en *C*, l'ebauche d'une racine. Nous n'avons figuré que quelques poils pour ne pas surcharger inutilement le dessin.

Ces organes, tige, feuille, racine, ne faisant l'objet de ce travail que subsidiairement, nous devrons nous borner à en dire ce qui est strictement nécessaire pour nous rendre compte des traits saillants de structure que l'examen anatomique nous a révélés, et nous mettre à même de juger plus sainement du fruit.

Un mot pour chacun d'eux.

b. Tige. L'axe est terminé par une cellule-mère pyramidale à base triangulaire arrondie en calotte, qui découpe successivement et tour à tour sur ses trois faces latérales des cellules tabulaires; deux en haut, dorsales, qui donnent les initiales des feuilles, une en bas, ventrale, d'où naîtront les racines, comme l'a observé HANSTEIN dans l'embryon.

c. Feuille. La feuille a pour initiale une cellule cunéiforme, à base également arrondie, qui se clive alternativement sur ses deux faces latérales. Le jeune mamelon foliaire manifeste de suite sa tendance à se courber vers le sommet de l'axe, de manière à ramener son sommet vers sa base, et à décrire, dans la suite, une spirale plane, dont la cellule apicale occupe le centre. Grâce à cette disposition, les tissus jeunes sont protégés par les parties de formation plus anciennes, contre les causes extérieures de destruction et peuvent poursuivre leur développement, jusqu'au complet épanouissement de la feuille.

Les poils s'y développent à une certaine distance du sommet, mais leur existence est fugitive.

d. Racine. La racine doit son origine et son développement à une cellule-mère pyramidale, à base triangulaire arrondie en calotte et tournée vers le sommet de l'organe.

Elle subit des clivages successivement et tour à tour sur toutes ses faces. Les calottes découpées sur la base, fournissent la coiffe, par des cloisonnements ultérieurs. Les trois rangées de cellules tabulaires découpées sur les trois faces triangulaires latérales, donnent le corps de la racine.

Elles se clivent tangentiellement vers le centre, pour donner les

éléments du faisceau libéro-ligneux, et vers l'extérieur, pour fournir les éléments de la partie périphérique de l'écoce, par une foule de cloisonnements suivant le rayon et un seul suivant la tangente, d'où résulte la couche pilifère et la couche sous-jacente.

Quant aux cellules de la zone moyenne ainsi obtenue, le nombre invariable de douze cloisons, séparant autant de canaux aérifères, que présente toujours la racine, doit nous faire admettre qu'elles ne se subdivisent suivant le rayon, que deux fois chacune, pour donner ainsi naissance aux douze génératrices de ces cloisons. Ces génératrices ne subissent plus, dans la suite, que des divisions tangentielles.

II. APPAREIL FRUCTIFÈRE.

Tous ces organes naissent dans le bourgeon immédiatement sous le sommet végétatif. Nous n'en avons jamais vu naître d'une manière adventive sur aucune partie de la plante. Le sporocarpe lui-même subit cette loi. C'est à l'aisselle des plus jeunes feuilles qu'il faut le rechercher, pour surprendre les premières phases de son développement.

A. Genèse.

Hâtons-nous d'aborder son étude.

Et d'abord, posons-nous cette question préalable, que nous avons déjà rencontrée, en faisant l'anatomie du fruit, et qui devrait recevoir ici sa solution.

Le sporocarpe est-il un organe à part, jouissant d'une autonomie complète; ou bien, n'est-il qu'un segment de feuille modifié pour les besoins d'une fonction nouvelle?

Ou plutôt, pour entrer de suite au cœur de la difficulté; demandons-nous : le sporocarpe naît-il du mamelon foliaire? ou d'une manière plus précise encore, n'y a-t-il, à un moment donné, qu'une cellule-mère commune au sporocarpe et à la feuille?

Si, ne fût-ce qu'à leur toute première manifestation, ils ont une cellule-mère commune, rien ne s'oppose à ce qu'ils soient tenus pour deux segments d'un seul et même organe, malgré leur séparation subséquente. Quelque profonde que devienne celle-ci, elle ne pourra jamais effacer leur caractère originel de parenté. Si au contraire le sporocarpe et la feuille ont chacun leur initiale propre sur la tige, il faut les tenir pour deux organes distincts.

Nous regrettons de manquer des éléments d'une réponse précise à la question posée dans ces termes rigoureux. Nous n'avons pu acquérir la certitude que nous avions sous les yeux la cellule-mère primitive du sporocarpe. Nous n'avons reconnu celui-ci avec assurance, que sous la forme d'un petit mamelon cellulaire plutôt élargi que rétréci à son extrémité comme la feuille, et qui ne manifeste pas, comme celle-ci, une tendance à se courber.

Ce que nous pouvons assurer, c'est n'avoir jamais vu un mamelon foliaire bifide, si jeune fût-il; et nous en concluons que si le sporocarpe a quelque chose de commun avec la feuille voisine, ce ne peut guère être que la cellule primitive de cette feuille, dont la première segmentation marquerait déjà la divergence des deux segments foliaires.

La communauté, si jamais elle existe, nous semble donc reculée, du moins, aussi loin que possible.

Ce qui nous paraît également certain, c'est que les faisceaux libéro-ligneux de ces organes ne sont, en aucun point de leur parcours, ni à aucun moment de leur existence, soudés ensemble. Formés séparément, ils ont, dès le début, une indépendance absolue et s'insèrent, comme nous l'avons déjà dit, sur l'axe en des points différents quoique rapprochés.

Juranyi et Gœbel, qui n'ont pas été plus heureux que nous dans la recherche de la cellule initiale du sporocarpe, affirment cependant la dépendance de cet organe vis à-vis de la feuille voisine en ne lui reconnaissant que la valeur d'un segment de celle-ci.

Tous deux fondent leur opinion sur la soudure des tissus du pédoncule fructifère avec ceux de la feuille, sinon dans la plante adulte, comme le veut Juranyi, au moins dans ces organes jeunes, suivant l'assertion de Gœbel.

Nous avons vu, au cours de l'examen anatomique qui a précédé, à quoi se réduit la fusion des tissus de ces deux organes adultes. Étant donné qu'ils s'insèrent tous deux presque au même niveau, sur un axe aussi étroit qu'est la tige de la *Pilulaire*, ils ne peuvent pas être moins soudés qu'ils le sont. Les faisceaux libéro-ligneux des deux organes, avons-nous vu, sont toujours tout à fait libres entre eux.

Les seuls tissus qui soient momentanément unis, ce sont les tissus corticaux, et ceux-ci même ne sont un peu fusionnés que là où ils sont communs avec le parenchyme cortical de la tige, qu'ils doivent traverser d'abord, pour conquérir leur liberté en s'entourant d'un épiderme propre, immédiatement après leur sortie des limites naturelles du domaine de cet organe.

Il y a plus; ces tissus, dont la contiguité nécessite la soudure momentanée, manifestent, là même où ils sont soudés, c'est-à-dire dans l'écorce de la tige, une orientation si bien accusée autour de chacun des deux faisceaux libéro-ligneux, qu'on y reconnaît, avec toute l'évidence possible, la part qui revient à chacun d'eux.

En est-il autrement dans le jeune âge? Non, que nous sachions.

Gœbel pense le contraire, et il donne à l'appui de son opinion une figure (4, pl. IX, Botan. Zeit., 1882), dont le caractère schématique la soustrait malheureusement à la discussion.

De nombreux sporocarpes jeunes, du même âge que celui que Gœbel reproduit, examinés à ce point de vue, nous ont toujours montré leur faisceau vasculaire distinct de celui de la feuille voisine, dès la base. Nous en figurons un exemple, Pl. III, fig. **51**. S'il nous est permis d'accorder plus de confiance au témoignage de nos sens qu'aux assertions d'autrui, nous en concluons que la feuille et le sporocarpe voisin, tels qu'ils nous sont actuellement connus, n'ont, en réalité, aucune partie véritablement commune.

Nous ajoutons que la soudure du parenchyme cortical de ces organes, sur un certain parcours, fût-elle réelle, n'aurait qu'une valeur médiocre pour la question, et ne pourrait prévaloir sur la séparation radicale des tissus conducteurs.

Est-ce à dire que nous voulons rejeter l'hypothèse de la nature foliaire du sporocarpe? Aucunement. Nous voulons seulement faire remarquer que la raison sur laquelle on l'appui est vaine, qu'aucune donnée anatomique ne plaide en sa faveur et que la connaissance du fait capital qui permettrait de la juger définitivement n'est pas encore acquise.

Dans l'état actuel, peut-être serait-il plus sage de suspendre son jugement, en attendant que des recherches plus heureuses livrent enfin le secret des relations génétiques mutuelles de ces organes.

Jusqu'à plus ample information, nous considérerons la dépendance du sporocarpe vis-à-vis de la feuille voisine chez la *Pilulaire*, non comme un fait démontré, mais comme une hypothèse probable basée avant tout sur l'analogie et l'étroite parenté de cette plante avec les *Marsilia*, chez lesquelles cette dépendance paraît plus tangible, bien que la preuve n'en ait pas été fournie davantage.

B. Période embryonnaire.

Nous allons donc maintenant suivre le sporocarpe dans son développement, depuis le moment où il se révèle par des caractères qui ne permettent plus de le confondre avec d'autres organes rudimentaires, jusqu'à son complet épanouissement. Nous nous arrêterons de préférence aux phases critiques de ce développement; c'est-à-dire, celles pendant lesquelles s'introduisent des modifications qui inaugurent un régime nouveau dans l'évolution de l'organe, ou rendent raison des détails de structure que l'analyse anatomique a révélés. Dans cet exposé encore, nous croyons plus utile de multiplier les figures, que d'allonger les descriptions, qui, pour être plus minutieuses, n'en seraient sans doute que plus fastidieuses et resteraient, malgré leur précision, susceptibles d'une foule d'interprétations.

Nous montrerons plutôt que nous ne décrirons.

Ce procédé aura l'avantage de faire connaître, outre la marche générale de l'évolution de l'appareil fructifère, les caractères individuels qu'il revêt à ses différents âges, sa physionomie propre.

La première étape à noter, serait celle où cet organe est encore réduit à sa cellule-mère primordiale. Comme nous l'avons dit, nous n'avons jamais su acquérir la certitude que nous avions sous les yeux cette intéressante cellule. La cause en est dans les difficultés de l'analyse du bourgeon. Son exiguité, la délicatesse de ses tissus, la multiplicité des organes rudimentaires qu'il porte, l'abondance et le développement excessifs des poils qui le recouvrent, jusque sous le sommet végétatif, tout semble concourir à faire échouer les recherches. Nous regrettons d'autant plus ces difficultés, qu'elles nous ont privé de la donnée nécessaire, pour porter un jugement certain sur les rapports mutuels d'origine du sporocarpe et de la feuille.

Quand le sporocarpe revêt des caractères qui rendent toute méprise impossible, on lui trouve la forme d'un petit mamelon cellulaire un peu renflé à son sommet, et qui semble dû à la segmentation, sur ses faces latérales d'une cellule apicale cunéiforme, ou peut-être pyramidale à base carrée; car son aspect en coupe longitudinale serait le même dans les deux cas, et nous n'avons pu la voir d'en haut, FIG. **46**, PL. III.

Cet état n'est que transitoire; car, sitôt que ce mamelon s'est accru quelque peu, on lui trouve, en quatre endroits différents de son sommet dilaté, une cellule cunéiforme, croyons-nous, dont le cloisonnement va introduire dans l'organe rudimentaire des éléments nouveaux de la plus haute importance.

Ces quatre cellules, assez distancées l'une de l'autre, occupent, sur le sommet, les angles d'un carré. Une coupe longitudinale du jeune fruit, suivant l'une des deux diagonales de ce carré, traverse deux de ces cellules. C'est ce que montre la FIG. **47**, *a*, *b*.

On remarquera sur cette figure que les cellules épidermiques de la base du mamelon, *pl*, fournissent déjà les rudiments des poils, qui ne cesseront de se produire, de la base au sommet, pendant toute la période embryonnaire du sporocarpe.

Dans l'intervalle, la portion du rhizôme, qui le porte, s'accroît en longueur, et la feuille voisine se dégage, avec lui, du bourgeon.

Les résultats de ce régime nouveau se traduisent bientôt par l'apparition, sur le sommet, de quatre lobes qui se développent parallèlement, mais sans aucune dépendance mutuelle. En coupe, FIG. **48**, *a*, *b*. Ils restent aussi détachés vers l'intérieur du parenchyme, *pa*, qui continue à s'accroître régulièrement au milieu d'eux, mais ils lui restent soudés vers l'extérieur.

Entre-temps, la base du mamelon s'allonge pour former les rudiments du pédicelle, et les tissus conducteurs, *LH*, apparaissent.

Ce développement se poursuit dans le même sens sur tous les points signalés; mais, tandis qu'il progresse lentement dans les lobes du sommet, *a*, *b*, et dans le parenchyme central, *pa*, il s'accélère dans la base. Celle-ci s'allonge et se gonfle au point d'atteindre et de dépasser bientôt l'épaisseur du sporocarpe jeune, *A*, dont le domaine semble déjà se définir par la différenciation du pédicelle, *B*, FIG. **49**. Dans cette FIG. **49** nous avons négligé à dessein de reproduire les poils, qui ne pourraient que lui enlever de la clarté. Pour le même motif, nous les supprimons dans les figures qui vont suivre. Qu'il suffise de dire qu'ils sont très denses partout, prennent de suite un développement considérable, et ne font momentanément défaut que sur la partie apicale la plus jeune, où les cellules épidermiques n'ont pas encore pu subir la segmentation tangentielle qui marque l'origine de ces poils.

La FIG. **50** est une vue du sommet du sporocarpe, *A*, parvenu à cette étape. Elle montre comment les quatre lobes, *a*, *b*, *c*, *d*, détachés, vers l'intérieur, du parenchyme, *pa*, par des fentes courbes, font saillie au-dessus de lui et lui restent soudés à l'extérieur, suivant une zone d'accroissement commun.

Les deux lignes croisées, *S*, *S*, définissent les quatre massifs, suivant lesquels le parenchyme, *pa*, s'est développé, et déterminent la part de ce parenchyme, qui revient à chaque lobe. Nous pouvons reconnaître en lui, dès maintenant, l'ébauche des indusies *parfaitement distinctes* l'une de l'autre, au centre de l'organe, dès leur début.

En ceci encore nous devons nous écarter de Gœbel, qui soutient l'indivision de ce tissu central, dans le jeune âge du sporocarpe. Peut-être ce savant n'a-t-il étudié que des coupes longitudinales obliques, peu ou pas démonstratives à cet égard. La recherche de ce détail nécessite des coupes absolument longitudinales, coupes très difficiles du reste à obtenir dans un objet d'aussi petites dimensions. Ces coupes sont seules aptes à faire voir la distribution régulière en séries longitudinales des cellules constitutives de ce parenchyme, et à traduire leur répartition en quatre régions distinctes l'une de l'autre, quoique étroitement juxtaposées.

Ajoutons que l'apparition de ces indusies est tout aussi précoce que celle des lobes qui fourniront les valves et les sores de l'organe adulte. Leur formation est simultanée et nous verrons, dans la suite, leur développement marcher toujours de pair.

Pour se rendre bien compte des détails de la structure actuelle, il est utile de rapprocher la fig. **50** de la précédente, **49**, en comparant les éléments de même nature.

On remarquera, fig. **49**, que le jeune fruit manifeste déjà une tendance à se courber vers la feuille, grâce à un développement plus marqué du côté opposé.

La fig. **51**, empruntée à un fruit un peu plus âgé, montre que, pendant la période intermédiaire, il ne s'est produit aucune modification importante dans l'architecture primitive de cet organe. Il n'a guère fait que s'accroître. Le pédicelle, *B*, s'est considérablement renflé, par la formation des chambres aérifères, dans le parenchyme cortical. Son cordon de stéréome, *str*, commence à prendre ses caractères définitifs, et nous avons à dessein figuré, en réduisant le grossissement, une coupe générale embrassant la feuille voisine, *C*, la tige, *D*, et la racine, *E*, pour montrer que les rapports de ces organes et de leurs tissus sont déjà ceux que nous avons constatés dans la plante adulte.

La tige *D*, faisant un coude au niveau de l'insertion de la feuille *C*, le rasoir n'a coupé longitudinalement que la partie de cet organe qui est inférieure à ce niveau.

Le pédicelle a donc, dès maintenant, tous ses éléments. La forme seule changera encore : il s'allongera en s'épaississant davantage et deviendra plus uniformément cylindrique, pour présenter finalement l'aspect qu'il a dans la fig. **12**, *B*, de la Pl. II.

Nous croirions superflu d'y revenir encore. Constatons seulement que les poils qui ne sont ici que transitoires, comme sur la feuille et la tige, ne

se désarticulent cependant qu'après avoir pris tout leur développement et laissent plus tard l'épiderme presque à nu dans toute son étendue.

Grâce au développement hâtif du pédicelle, FIG. **51**, un étranglement s'est produit, en *q*, entre son sommet et la base du sporocarpe, *A*, dont l'évolution est beaucoup plus lente.

Nous amplifions dans la FIG. **52** le sporocarpe, *A*, à peine esquissé dans la FIG. **51**, parce qu'il présente dès maintenant, un intérêt tout à fait majeur. Nous avons, en effet, à signaler la différentiation des cellules de l'épiderme interne des lobes *a*, *b*, en cellules initiales des sporanges, *epi*. Cette différentiation, traduite par la dilatation de ces cellules, et la condensation de leur protoplasme, commence par le bas, où ces cellules sont plus âgées, et progresse vers le haut, où elles sont de formation plus récente. La FIG. **53** est une coupe transversale d'un sporocarpe du même âge, au niveau indiqué par la flèche dans la figure précédente **52**. La comparaison de ces deux figures permettra de se rendre aisément compte de la distribution interne des tissus à cette étape. Les mêmes lettres désignent de part et d'autre les mêmes éléments.

On remarquera que, à part les tissus conducteurs, dont l'ébauche, *LH*, se dessine progressivement de la base au sommet de l'organe, et les cellules d'une partie de l'épiderme interne des lobes qui se préparent à donner les sporanges, la différentiation est encore presque nulle.

Tandis que le sommet des lobes, *a*, FIG. **54**, PL. IV, s'accroît encore, il se produit bientôt, à un certain niveau, un retrait, *R*, qui achève de délimiter, vers le haut, sur le flanc interne de chaque lobe, un mamelon, *pt*, déjà circonscrit en bas et sur les côtés par le parenchyme central, *pa*, comme le le montrent les FIG. **52** et **53** de la PL. III.

Ce mamelon, *pt*, ébauche du placenta, demeure rattaché au reste du lobe qui deviendra la valve du fruit adulte, par une espèce d'isthme dont les dimensions relatives à l'ensemble iront toujours décroissant, par l'amplification des parties qui sont en rapport avec lui, et dont il ne partagera plus guère le développement.

En même temps, ou un peu plus tard, on voit le faisceau libéro-ligneux, qui occupe la partie médiane du lobe, envoyer dans le mamelon, un prolongement qui s'y étalera peu à peu. Il ne sera pas inutile de faire remarquer que la différentiation en cellules-mères des sporanges s'étend à tout l'épiderme libre de ce mamelon, mais s'y localise exclusivement.

Il est temps d'abandonner cette phase pour en aborder une autre d'un intérêt tout aussi grand. Celle-ci est marquée par la soudure, au sommet

du sporocarpe, des lobes, *a*, *b*, FIG. **55**, avec le parenchyme central, *pa*, qui atteint leur niveau et comble tout l'espace qu'ils laissent entre eux à leur extrémité et sur leurs côtés. La figure schématique **56**, montre la disposition des lignes de suture, dont les traces seront encore reconnaissables sur le fruit mûr.

Cette soudure produit la fermeture des cavités sorales dont les mamelons sporangifères ou placentas, *pt*, occupent jusqu'ici toute l'étendue. Il est en outre très intéressant, à notre point de vue, de remarquer que cette soudure coïncide précisément avec la première ébauche des parois sporangiales, *spg*, FIG. **55**.

Entre temps, le parenchyme central, *pa*, dont la tendance à circonscrire les mamelons sporangifères, *pt*, par derrière s'accentue toujours, prend un aspect de plus en plus hyalin.

Il commence déjà à trancher nettement, par sa blancheur, sur la partie extérieure ou périphérique des valves, dont il revêt dès maintenant la face interne, derrière les mamelons sporangifères, autour des isthmes, *i*, qui relient ceux-ci aux valves; et ne tardera pas à acquérir les caractères que nous lui avons reconnus, dans le sporocarpe adulte, où il constitue, comme nous l'avons déjà dit, les indusies des sores.

Les détails de ce progrès sont suffisamment indiqués dans la FIG. **55**, orientée comme toutes celles qui ont précédé, pour qu'il soit inutile de s'y arrêter davantage.

Observons seulement que le parenchyme périphérique, *q*, produit par la zone de croissance commune aux lobes et au parenchyme primitif interposé, et limité par l'épiderme, *ep*, à l'extérieur, à l'intérieur par les indusies, ne présente encore aucune différentiation profonde et n'est actuellement le théâtre d'aucune formation nouvelle.

Les cellules de ce tissu épaississent cependant leurs membranes et manifestent déjà une légère tendance à s'arrondir, pour former des méats, particulièrement à la base de l'organe. C'est, en effet, vers le bas que commencent toutes les différentiations, pour progresser ensuite insensiblement vers le haut, dans les parties les plus jeunes. Nous l'avons déjà fait remarquer, et nous aurons encore l'occasion de le constater dans la suite.

Notons enfin que les faisceaux libéro-ligneux sont dès maintenant, et ne cesseront plus d'être l'apanage exclusif de ce tissu qui constituera, à part l'épiderme et la couche sous-épidermique, la zone amylacée que nous avons décrite dans le fruit adulte.

C. Développement ultérieur.

La soudure des lobes, dont il a été question tantôt, clôture une importante série de phénomènes relatifs à l'établissement des éléments essentiels du sporocarpe : elle en termine, peut-on dire, la période embryonnaire.

Dorénavant, à part le développement des sporanges et des spores, dont nous réservons l'étude pour la fin, c'est dans les phénomènes de différentiation des tissus de la capsule que se concentrera tout l'intérêt qui s'attache à l'évolution ultérieure du fruit.

Nous suivrons successivement cette différentiation dans l'épiderme et ses dépendances, les poils et les stomates, dans les deux zones des cellules prismatiques de l'écorce, dans la zone amylacée et finalement dans les indusies.

Nous ajouterons ensuite quelques mots sur la modification progressive de la forme générale de l'organe.

1° La Capsule.

A. DIFFÉRENTIATION DES TISSUS.

I. *L'épiderme et ses dépendances.*

Comme nous l'avons vu, les quatre lobes du fruit embryonnaire n'arrivant pas à se souder directement entre eux, leur épiderme ne suffit pas à la formation de la couche épidermique générale du sporocarpe.

C'est le parenchyme central, comme nous l'avons toujours appelé, qui fournit la partie complémentaire, sitôt que son développement l'a élevé à peu près au niveau du sommet des lobes avec lesquels il se soude. Le sporocarpe un peu plus avancé que celui de la FIG. **55**, et reproduit en coupe, dans la FIG. **57**, montre cet épiderme déjà continu, même au sommet. Les poils que nous avons dit se former progressivement, de bas en haut, sur le sporocarpe, se montrent également en cet endroit, sitôt que la soudure y a mis fin à l'accroissement des lobes. C'est ici le lieu de s'occuper de leur genèse; car, outre qu'ils ne sont permanents que sur cet organe, c'est sur lui qu'ils présentent leur plus bel épanouissement.

S'il est évident que la structure de ces poils est fort curieuse, et que leur développement présente des détails accessoires d'un grand intérêt, il n'en est cependant pas moins vrai que la marche générale de leur formation rentre, par ce qu'elle a d'essentiel, dans la loi commune.

Ces poils sont pluricellulaires et articulés. Leur apparition est marquée par l'accroissement en papille d'une cellule épidermique qui se clive bientôt tangentiellement. La cellule externe ainsi obtenue découpe alors, à sa base, une serie de segments, au fur et à mesure qu'elle a réparé les pertes causées par ces amputations successives; et bientôt le poil embryonnaire, un peu arqué vers le haut, présente un nombre variable de cinq à huit cellules presque isodiamétrales et gorgées d'un protoplasme très dense, FIG. 60, *A*.

L'intérêt qui s'attache à ces poils est tout entier dans leur développement ultérieur. On constate, en effet, que, tandis que les cellules terminales du poil s'allongent rapidement, dans un sens perpendiculaire ou peu oblique à leur cloison, celles de la base prennent plus ou moins vite un développement latéral exagéré suivant deux directions opposées, plus ou moins parallèlement à leurs cloisons de contact, et glissent l'une sur l'autre, de manière à proéminer toutes vers le haut, en se superposant imparfaitement. Les cellules intermédiaires combinent les deux modes d'accroissement.

Les flèches indiquent, dans la FIG. 66, le sens d'allongement des cellules de la base, dans un poil moyennement développé.

Le protoplasme qui était d'abord très dense, se creuse, au début de la période de grand accroissement des cellules, d'un grand nombre de vacuoles, qui se dilatent plus tard et se fusionnent enfin pour envahir toute la cavité cellulaire, qui ne présente plus alors qu'un suc incolore abondant et tenant en suspension quelques corpuscules réfringents. Quant aux membranes, d'abord blanches, elles prennent assez tôt une couleur jaune-brun en harmonie avec celle de l'épiderme dont elles partagent, du reste, la cutinisation profonde.

La cellule basilaire *a*, FIG. 61 à 67, qui reste enclavée dans les cellules épidermiques ordinaires, s'accroît d'abord suffisamment pour dépasser notablement celles-ci en hauteur, FIG. 72, PL. V; mais tandis qu'un épaississement exagéré de sa membrane la fixe prématurément dans ses dimensions acquises, les cellules épidermiques favorisées par une plus longue période d'accroissement, finissent par l'atteindre, FIG. 73, la dépasser à leur tour, FIG. 74, et former au-dessus d'elle une sorte d'entonnoir, autour de la seconde cellule du poil *b*, que nous appellerions volontiers pédicellaire, à cause de ses rapports vis-à-vis du reste du poil. Celle-ci affecte elle-même généralement la forme d'un entonnoir écrasé et excentrique dont la grande ouverture serait une ellipse allongée, FIG. 67, PL. IV.

C'est suivant toute cette ellipse que la troisième cellule s'applique sur la cellule pédicellaire, en la dépassant considérablement des deux côtés de son grand diamètre. Les autres se superposent l'une à l'autre, en se recouvrant partiellement d'un seul côté et de moins en moins.

Comme nous l'avons dit plus haut, tous ces poils sont construits d'après le même type. Cela n'empêche pas qu'ils présentent des variations assez notables. Celles-ci ont leur cause et leur explication dans les positions différentes qu'ils occupent, sur la surface sphérique du sporocarpe. Cette position peut souvent contrarier leur développement dans un sens et le favoriser dans un autre. Il en résulte à tous les âges des différences d'aspect, qui, sans être d'une grande importance, méritent cependant une mention.

C'est ainsi par exemple que le jeune poil, *A*, FIG. **60**, devenu bientôt *B*, FIG. **61**, pourrait d'après sa position présenter successivement les aspects *C*, *D*, *E*; ou passer par les phases *C'*, *D'*, pour revêtir finalement la forme *E'*, FIG. **62**, **63**, **64** et **65**.

Nous ne parlerons des stomates que pour faire remarquer qu'ils se forment suivant le procédé ordinaire par la division longitudinale d'une cellule-mère en deux autres définitivement semi-lunaires.

Ils n'ont point de cellules annexes. Nous en figurons un dans un fruit d'âge moyen, en coupe transversale, FIG. **76**, *st.*

Le peu de développement, que prennent en hauteur les cellules stomatiques, les tient confinées au fond d'une petite dépression de l'épiderme.

Quant aux cellules épidermiques ordinaires, elles se soulèvent progressivement mais inégalement, à cause des pressions que subissent de la part des poils celles qui sont en contact avec eux. On s'en fera, croyons-nous, une idée suffisante en parcourant la série des figures de la PL. V, où la couche épidermique est toujours indiquée par le chiffre romain I.

La première, FIG. **68**, est empruntée à un sporocarpe embryonnaire dont le parenchyme sous-épidermique ne présente encore aucune différentiation; la dernière, FIG. **78**, est prise dans un sporocarpe complétement développé. On remarquera que les cellules se sont accrues dans tous les sens, mais particulièrement en hauteur; qu'elles se sont moyennement épaissies dans leurs membranes, et qu'elles présentent finalement quelques grains de fécule, dans un protoplasme aqueux et transparent.

II—III. *Les deux zones de cellules prismatiques.*

Ces deux zones ont une origine commune; c'est la couche sous-épidermique, FIG. **68**, II+III, PL. V, qui leur donne naissance peu de temps après la soudure, au sommet, des lobes du sporocarpe embryonnaire.

Cette couche sous-épidermique ne tarde pas, en effet, à passer à l'état de méristème, FIG. **69**, II+III, et est bientôt le siège d'un cloisonnement tangentiel, FIG. **70**, II, III.

Les deux couches de cellules II et III qui en résultent se comportent ensuite différemment.

II. Après avoir pris une série de cloisons radiales, FIG. **71**, II, les cellules de la couche externe manifestent de suite une tendance bien marquée à s'allonger radialement, FIG. **72**, II, et les résultats de cette croissance rapide se traduisent bientôt par l'apparition d'une zone claire formée d'éléments primatiques, FIG. **73**, II, dont les membranes s'amincissent dans le milieu, en raison même de leur allongement.

Il semble que leur croissance précipitée est due à un étirement énergique dans le sens du rayon, qui distend les membranes dans leur milieu, où elles subissent directement l'action violente de l'étirement, sans qu'elles aient le temps de s'entretenir par une nutrition suffisante.

Leur ténuité en cet endroit, FIG. **74**, II, devient telle que le moindre dérangement des coupes qu'on en obtient produit généralement leur affaissement. Il arrive souvent que, sous l'action d'une légère pression, toutes les cellules se plient dans leur milieu de la même façon, suivant la FIG. **75**, II, où les flèchent indiquent le sens des pressions. Ainsi dérangées, elles donneraient aisément l'illusion d'une double couche cellulaire, en faisant croire à l'existence d'une cloison transversale qui les diviserait toutes en deux, au même niveau.

Pendant que cette distension s'opère, il apparaît, au milieu de toutes les cellules, des granulations très réfringentes, FIG. **73** et **74**, *a*, des granulations que leurs réactions chimiques semblent ranger parmi les substances albuminoïdes. En effet, l'iode les jaunit; la potasse et l'acide sulfurique les gonflent un peu, sans les altérer. Ces granulations, d'abord un peu dispersées, se rapprochent bientôt toutes d'une ligne idéale qui couperait la couche cellulaire dans son milieu, et ne tardent pas à s'y établir toutes au même niveau.

Entre-temps, la nutrition des membranes, dont l'effet n'est plus constamment détruit par leur étirement, reprend ses droits et elles s'épaississent,

au détriment du protoplasme interne, particulièrement dans leur milieu, là même où les effets de l'étirement s'étaient le plus accusés, FIG. 76.

Cet épaississement ne s'arrêtera que lorsqu'il aura envahi toute la partie médiane de la cavité cellulaire où il ne laisse plus qu'un très mince cordon de protoplasme, FIG. 78.

Au fur et à mesure qu'il progresse, les granulations, dont nous avons parlé, s'y trouvent peu à peu englobées, FIG. 77, et finalement disparaissent comme telles, probablement en changeant de nature, pour communiquer aux membranes cellulaires, là où elles sont incluses, une réfringence différente, suivant une ligne qui les coupe toutes par leur milieu, sans intéresser aucunement le protoplasme restant, FIG. 78, *a*.

Si nos observations sont exactes, cette ligne *a*, qui est une énigme, chez le fruit mûr, trouverait ainsi son explication naturelle, dans sa genèse. Nous n'avons pu d'ailleurs en trouver aucune autre explication probable.

Nous avons vu, comment les résultats de la macération de SCHULTZE concouraient avec ceux de l'examen attentif des coupes minces pour réfuter l'idée d'une cloison transversale réelle dans ces cellules.

On se rappelle d'autre part comment l'acide sulfurique, qui dissout toute la membrane en ne conservant de celle-ci qu'un mince anneau réfringent autour du protoplasme de la cellule dans son milieu, corrobore l'hypothèse émise plus haut de l'introduction dans la membrane cellulosique de corpuscules de nature plus réfractaire et plus directement rattachés au protoplasme.

III. Passons à la couche sous-jacente. Elle tire, avons-nous vu, comme la précédente, son origine du cloisonnement tangentiel de la couche hypodermique, dans le sporocarpe jeune, FIG. 70, III. Seulement, elle n'est point comme celle-là, dans le principe, le siége d'une série de cloisonnements radiaux; tout au plus, un bon nombre de ses cellules prennent-elles une cloison tangentielle ou oblique qui n'a aucune influence sur l'épaisseur définitive de la couche, car les deux cellules superposées ainsi obtenues, ne dépassent pas, prises ensemble, les dimensions des cellules congénères restées étrangères à toute division.

L'évolution de cette couche III, reste sensiblement en retard sur celle de la précédente; car, tandis que celle-ci a déjà acquis sa largeur définitive, celle-là est encore en voie d'accroissement et présente à peine la moitié de la largeur qu'elle est susceptible d'atteindre, FIG. 74.

L'épaississement des membranes suit de près l'établissement des cellules dans leurs dimensions définitives. Il s'accentue davantage dans le milieu

des cellules, sans y devenir cependant jamais excessif, comme dans la couche supérieure. D'autre part, là, plus qu'ici, la subérification s'opère et rend cette couche moins attaquable par l'acide sulfurique.

Comme celles de la zone II, les cellules de la zone III présentent un protoplasme toujours très hyalin, et quelques granulations réfringentes, sans doute de nature azotée. Elles donnent généralement en outre asile à quelques grains de fécule, formés dans leur sein vers la fin de la végétation, FIG. **78**, III.

Remarquons enfin que des solutions de continuité s'établissent à travers ces deux couches, sous les stomates qui occupent le tiers inférieur du jeune fruit, pour permettre leur fonctionnement physiologique ultérieur. Ce n'est d'abord qu'un méat, qui s'accroît ensuite, grâce au peu de développement que prennent les cellules circonvoisines bientôt fixées par un épaississement cellulaire précoce.

IV. *La couche amylacée et les tissus conducteurs.*

La couche amylacée existe déjà tout entière, bien qu'avec des caractères de jeunesse, dans le sporocarpe, dès que la soudure des lobes primitifs en a fait un réceptacle clos.

Très tôt, ses cellules manifestent une tendance à s'arrondir et des méats ne tardent pas à pulluler dans son sein, FIG. **72**, IV.

C'est l'ébauche du système aérifère qui, en se développant dans cette couche, lui communiquera une importance physiologique capitale. Inutile de rappeler encore la disposition ingénieuse donnée par la nature aux éléments des deux couches résistantes sous-épidermiques, pour permettre aux stomates l'exercice de leur fonction, en les rattachant aux chambres stomatiques creusées dans le tissu amylacé.

Pour élargir et multiplier les méats, les cellules de ce tissu prennent des contours irrégulièrement sinueux et réduisent ainsi considérablement leurs surfaces de contact mutuel, FIG. **72** et suivantes, PL. V. Néanmoins ce parenchyme conserve une rigidité assez grande, grâce à l'épaississement des membranes qui restent cependant formées de cellulose à peu près pure. La fécule y apparaît assez tôt, et finit par gorger presque totalement les cellules, FIG. **78**, V.

Quant au système vasculaire, déjà ébauché vers le bas, dans le sporocarpe embryonnaire, il progresse vers le haut par envahissement du tissu jeune de la couche amylacée et se complète bientôt par la soudure, au

sommet, des trois rameaux de chaque valve. Plus tard, il participe à l'accroissement général de la capsule. Les rameaux libéro-ligneux s'étirent beaucoup; mais ne s'élargissent plus guère et sont ainsi réduits dans le sporocarpe adulte aux faibles dimensions relatives, que nous leur avons reconnues précédemment.

V. *Le parenchyme central.*

Nous avons vu le parenchyme central se différentier de bonne heure. L'aspect hyalin qu'il présente à son début ne fait que s'accentuer au cours du développement. Nous l'avons vu s'accroître suivant quatre massifs délimités seulement au centre et soudés entre eux à la périphérie, suivant une zone de croissance commune avec les lobes primitifs; et plus tard nous avons pu observer la soudure de chacun de ces massifs, au sommet, avec le lobe auquel il appartient et dont il fait partie, pour former autour de chaque sore, produit sur le flanc interne du lobe, une indusie close.

Morphologiquement, celle-ci pourrait donc être considérée comme une expansion de la base interne du lobe foliaire, concrescente d'abord avec les lobes latéraux du lobe; ou même aussi, comme les parties latérales elles-mêmes du lobe foliaire, repliées sur la face ventrale interne de ce dernier, et soudées entre elles, au centre du sporocarpe, par concrescence.

La tendance à se détacher l'une de l'autre des quatre indusies, indépendantes du reste dès le début, ne tarde pas à produire ses effets et se traduit par l'apparition au centre du fruit d'un espace libre, *o*, allongé suivant l'axe, comme on le voit dans la coupe longitudinale du sporocarpe adulte, FIG. **12**, et transversale, FIG. **13**, PL. II.

Les cellules polyédriques très grandes de ce tissu, FIG. **78**, ne laissent entre elles aucun méat, et leurs membranes qui ne sont pas de cellulose ordinaire, comme nous l'avons constaté plus haut, conservent toujours une grande ténuité. Elles renferment à la maturité une substance que l'alcool contracte beaucoup en la rendant granuleuse, mais que l'eau gonfle démesurément en rendant aux cellules une turgescence factice exagérée.

La tension interne de ces cellules contribue, pour sa part, à l'ouverture du sporocarpe, lorsque, après la maturité complète du fruit, l'eau y est admise.

B. MODIFICATIONS DANS LA FORME GÉNÉRALE DU FRUIT.

Reprenons maintenant le fruit, tel que nous l'avons laissé, FIG. **57**, pour ajouter un mot sur les modifications qu'il subit ultérieurement dans sa forme générale.

Celui qui a été figuré en coupe, FIG. **57**, est encore réduit à des proportions minimes; tout au plus mesure-t-il deux tiers de millimètre de diamètre. On le trouve sous cette forme à l'aisselle d'une feuille, qui, bien que fraîchement dégagée du bourgeon, a déjà éprouvé un allongement de deux ou trois centimètres. A cette étape, on le voit, la base du sporocarpe a un développement considérable. Aussi, ce n'est plus guère chez elle que l'accroissement ultérieur va se produire. Elle ne renferme d'ailleurs plus d'autre tissu jeune que le méristème, commun à tout le sporocarpe, qui se forme sous l'épiderme et qui envahit même la partie inférieure de la capsule, pour former les couches corticales à éléments prismatiques, qui, plus tard, circonscriront de toutes parts son domaine, en l'isolant du pédicelle.

Ce sera dorénavant dans la partie supérieure que se localisera exclusivement l'accroissement en volume.

Les sporanges se dilatent, les cavités sorales s'élargissent, les couches corticales se distendent et l'extension générale du réceptacle va toujours croissant. Cette expension se manifeste déjà dans la FIG. **59**, empruntée à un sporocarpe un peu plus âgé que celui de la FIG. **57**. Il en résulte, dans la base, qui subit le contre-coup de l'élargissement rapide de la partie supérieure, un écrasement qui réduit beaucoup ses dimensions relatives dans l'ensemble, et en fait, dans le sporocarpe mûr, une partie tout à fait secondaire, FIG. **12**.

Il se produit assez tôt dans cette partie, du côté opposé à la feuille voisine et au niveau indiqué par la flèche dans la FIG. **57**, une petite dépression longitudinale qui se manifeste très bien sur des coupes transversales du fruit à ce niveau. La FIG. **58** reproduit la partie intéressante à cet égard d'une coupe semblable. Les cellules épidermiques plus développées que partout ailleurs sur les bords du sillon, *o*, sont fortement déprimées dans le fond.

Pendant que les modifications rappelées plus haut se produisent, des sporocarpes plus jeunes émergent du bourgeon, s'avancent progressivement sur la tige, à mesure qu'elle s'allonge et s'y échelonnent à des distances de plus en plus grandes en présentant, bien qu'avec un retard l'un sur l'autre, la même succession des phénomènes. Il en résulte que les différentes étapes du développement se reproduisent successivement sur le rameau fertile, avec un rythme régulier, qui fait songer à la succession harmonieuse des ondes circulaires produites au sein d'une eau tranquille, à partir d'un centre de percussion.

Aussi, pendant l'été, peut-on trouver sur un seul rameau fertile, tous les matériaux d'une étude complète du fruit depuis sa première ébauche jusqu'à son parfait épanouissement, FIG. 1, côté gauche, *A*, PL. I.

Peut-être serait-il utile de résumer ici les conclusions qui nous semblent se dégager naturellement des observations précédentes.

Si, comme il paraît rester probable, le sporocarpe est un segment fertile de la feuille ordinaire, il faut, pensons-nous, le considérer comme un segment *quadrilobé*, suivant l'opinion de JURANYI et contrairement à l'opinion de GŒBEL qui n'y voit qu'un simple mamelon foliaire primitivement indivis. Ce savant en concluait que le parenchyme central, ne subissant que très tardivement une quadripartition en rapport avec les quatre valves produites lors de la déhiscence du fruit, ne pouvait être considéré comme constituant les indusies sorales qu'en raison de son rôle physiologique, et nullement en raison de son origine ou de sa structure et de sa distribution anatomiques.

Pour nous, la division de ce parenchyme étant originelle et tout aussi primitive que l'apparition des valves elles-mêmes, la dénomination d'indusie donnée à chacun des quartiers de ce parenchyme est justifiée aussi bien anatomiquement que physiologiquement.

Nous considérons, en effet, la valve et le quartier de parenchyme central qui lui correspond, comme formant par leur ensemble un lobe de feuille creux et primitivement ouvert à son sommet, suivant une fente courbe.

Cette interprétation pourrait, croyons-nous, s'étendre également bien aux *Marsilia*, avec cette différence seulement que le sporocarpe de la *Pilularia* devrait être regardé comme une feuille ou segment de feuille du type *pelté*, celui des *Marsilia* comme une feuille du type *penné*, dont les lobes, soudés latéralement entre eux par concrescence, seraient représentés chacun par la partie du fruit qui correspond à chaque sore. Peu importe que la séparation des lobes ne se produise pas dans ces dernières, lors de la déhiscence : l'ouverture du sporocarpe en deux moitiés suffisant amplement à la mise en liberté des sporanges et de leur contenu.

Malgré l'assertion contraire de RUSSOW, nous ne pouvons douter que l'ouverture terminale des lobes soit originelle chez la *Pilulaire* aussi bien que chez les *Marsilia*, que nous avons aussi examinées à cet égard. Il s'en suit, comme GŒBEL le soutient, que les sporanges sont des formations exogènes, et non endogènes, comme le veut JURANYI.

Dans la *Pilulaire*, comme aussi, du reste, dans les *Marsilia*, le placenta se trouve fixé sur la nervure médiane de la face supérieure, c'est-à-dire, ventrale ou intérieure de chaque lobe foliaire; à moins que, par une fiction peut-

être admissible, on ne suppose que le sommet du lobe idéalement conique ne se soit déprimé et invaginé dans la partie basique, de manière à ramener à l'intérieur du lobe, devenu ainsi fistuleux, le placenta qui, sans cette déformation de l'organe, serait resté extérieur et aurait visiblement appartenu à la face supérieure, dorsale du lobe.

Malgré l'intérêt que l'on attache naturellement à ces vues théoriques et aux tentatives souvent répétées dans le but d'établir les relations des Rhizocarpées avec les autres Filicinées, nous avons cru devoir leur préférer la recherche attentive des faits et nous astreindre avant tout à les exposer fidèlement.

2° Les Sporanges.

Le moment est venu maintenant de parler d'une manière plus précise des sporanges.

Nous n'en avons rejeté l'étude si loin que pour la mieux préparer par la connaissance de tout ce qui offre, avec eux, ne fût-ce que des rapports éloignés.

Le chemin se trouve ainsi complétement déblayé. Nous pourrons le parcourir d'autant plus lestement que nous nous y sommes mieux orientés et que l'exposé antérieur nous en a déjà fait connaître le terme, le point de départ, le territoire limitrophe.

I. *Les sporanges, jusqu'après la division tétraédrique des cellules-mères des spores.*

Les sporanges des deux sortes présentent, dans les premières phases de leur développement et dans la formation des cellules-mères des spores, trop peu de différence, pour qu'il soit utile d'en dédoubler l'exposé. Ce n'est que plus tard que la divergence de leur évolution en nécessite une double étude.

Les sporanges, avons nons dit, naissent, dans le sporocarpe embryonnaire, des cellules épidermiques internes des quatre lobes qui en forment la partie périphérique.

La FIG. **79**, PL. V, reproduit la coupe médiane d'un de ces lobes, et de la base de la partie du parenchyme central, *pa*, qui lui appartient.

On remarquera que la différentiation des cellules épidermiques ne se produit que sur les deux tiers inférieurs environ. Le tiers supérieur, séparé dès maintenant du reste par un retrait, *R*, qui ne cessera de s'accentuer davantage, poursuit son mouvement ascensionnel jusqu'au moment où il se soudera, au sommet, avec le parenchyme central.

Cela étant, il serait peut-être plus exact de dire que ce qui subit la différentiation en cellules initiales des sporanges, ce sont les cellules épidermiques, *épi*, du mamelon parenchymateux, *pt*, du placenta, comme l'appellent généralement les auteurs, que nous avons vu se découper, sur le flanc interne du lobe, et s'en détacher de plus en plus, pour ne lui plus rester finalement rélié, par derrière, que par un pont étroit de parenchyme semblable au sien.

Ces cellules épidermiques se distinguent bientôt des cellules sous-jacentes, par des dimensions plus grandes et un protoplasme plus dense et moins hyalin; elles fourniront successivement les éléments des parois sporangiales et les cellules-mères des spores, par un procédé assez connu pour qu'il nous suffise de le rappeler brièvement, en nous attachant particulièrement à en faire connaître les particularités propres à la *Pilulaire*, au moyen d'une série de figures qui en marquent tous les progrès.

La FIG. **80** indique le début de cette intéressante élaboration. La cellule initiale, *A*, par exemple, subit, à sa base, trois clivages tangentiels, obliques l'un sur l'autre, qui lui donnent la forme d'un petit tétraèdre à face externe renflée en calotte.

Ces premiers clivages sont généralement suivis d'une série d'autres parallèles, dont les éléments s'empilent et subissent peu à peu des cloisonnements multiples, pour former le pédicelle du sporange, *pd*.

Entre-temps, la surface du mamelon soral grandit, et les cellules-mères *A*, peuvent déjà s'y espacer plus à l'aise, en se dégageant l'une de l'autre, FIG. **81** et **82**.

Jusqu'ici la cellule-mère, *A*, est encore terminale; elle va devenir centrale. Pour cela, elle détache de son sommet libre, un segment transversal, *a*, FIG. **83**, rattaché latéralement aux trois dernières cellules tabulaires obtenues obliquement sur ses côtés, *b*, *c*, *d*, dont une est invisible dans la coupe; et il en résulte autour d'elle une enveloppe formée de quatre cellules dont les divisions ultérieures donneront les éléments de la paroi externe du sporange, *spg*. Un simple regard sur les figures de la PL. V, permet d'en-saisir le développement progressif. On remarquera qu'un suc cellulaire abondant envahit de suite le protoplasme des cellules qui la constituent, et leur communique une turgescence qu'elles ne perdront jamais. Plus tard, quelques grains de fécule se formeront dans chacune d'elles, et leur membranes, d'abord de cellulose pure, comme le montre leur sensibilité au chloro-ïodure de zinc, se cutiniseront finalement au point de ne plus prendre sous l'action de ce réactif que la coloration jaune particulière à la cutine.

Il sera inutile de revenir encore sur cet organe dont nous avons déjà donné plus haut les caractères, et qui ne présente d'ailleurs qu'un intérêt secondaire.

On se rappelle que la première ébauche du sporange, telle que nous l'avons décrite, FIG. 83, coïncide généralement à peu près avec la soudure des lobes, au sommet, dans le sporocarpe embryonnaire. La cellule-mère du sporange, devenue centrale, reprend alors son développement, FIG. 84, parallèlement avec son enveloppe, et subit bientôt, sur tout son pourtour, de nouveaux clivages tangentiels, dont les effets se manifestent peu après par l'apparition, FIG. 85, d'une seconde couche de cellules revêtant la paroi externe du sporange, *ci*. Cette couche s'épaissit ensuite, FIG. 86, en conservant ses caractères de jeunesse et se dédouble plus ou moins tôt en deux assises cellulaires concentriques, *ci*, *ci'*, dont la reconnaissance est généralement fort difficile, à cause de la faible délimitation des cellules. Celles-ci ont un protoplasme très dense, quoique assez transparent, un noyau bien évident, mais peu volumineux, des membranes d'une grande ténuité et mal définies : on prévoit qu'elles n'auront qu'une existence éphémère, FIG. 87.

Le sporange ainsi constitué de trois couches ne recevra dorénavant plus rien de la cellule centrale. Au contraire, il se désemparera plus tard, au profit des spores, descendants directs de celle-ci, de ses deux couches internes, qu'il n'a reçues, en quelque sorte, qu'à titre de prêt ou de dépôt, et qu'il rendra, après en avoir décuplé la substance, pour servir à la nutrition des spores. Celles-ci dérivent de la cellule centrale du jeune sporange, par une série de segmentations totales dont nous allons étudier de plus près le jeu.

Cette cellule présente et conserve dans sa descendance des caractères qui en rendent l'observation relativement facile. Ses dimensions sont assez grandes ; elle est formée d'un protoplasme très dense, grossièrement granuleux, opaque, un peu brunâtre, circonscrit par une membrane d'une extrême minceur, qui mérite à peine ce nom. Son noyau est à la fois très volumineux et très apparent. Pour autant que les rares observations que nous avons faites, nous permettent de l'affirmer, sa division s'opère suivant le processus ordinaire.

Il en résulte, FIG. 89, I, *A*, une cellule binucléée qu'un étranglement vient ensuite couper en deux cellules identiques, FIG. 89, II, *A'*.

Celles-ci s'accroissent parallèlement et deviennent chacune, simultanément, le siége des mêmes phénomènes, FIG. 89, III.

Les quatre cellules issues de cette subdivision, FIG. 89, IV, A'', en donnent huit par les mêmes procédés, FIG. 89, V et VI, A''', et finalement seize, FIG. 90, A'''', qui sont les cellules-mères des spores (1).

Il n'est pas rare de trouver sur une seule coupe à travers un sore jeune, toutes ces différentes étapes entremêlées les unes aux autres comme le montre l'ensemble de la FIG. 89.

Pendant que ces subdivisions se produisent, la cavité sporangiale s'élargit progressivement, de manière à fournir aux cellules-filles de plus en plus nombreuses, l'espace nécessaire à leur libre développement.

Sitôt que les cellules-mères des spores sont obtenues, un régime nouveau s'établit dans l'évolution du sporange. La débâcle de ses deux assises cellulaires internes, provoquée par la fonte progressive des membranes, en est le phénomène saillant, FIG. 91.

Grâce à la résorption des membranes, le contenu protoplasmatique s'épanche, se fusionne de cellule à cellule et il en résulte un plasmodium, *pl*, émaillé de noyaux, *n*, qui va prendre dorénavant le premier rôle dans les curieuses évolutions du contenu sporangial.

Ce plasmodium, syncytium ou symplaste, tous ces termes étant synonymes, ne reste pas en place. Sans cependant abandonner la périphérie et sans briser ses adhérences avec la paroi du sporange, d'où lui viennent les éléments d'une nutrition abondante, il gagne le centre et s'insinue entre les cellules-mères des spores, dont il provoque déjà un faible écartement mutuel, FIG. 91.

Mais quel sera le procédé employé par la nature pour disséminer ces cellules dans toute la cavité sporangiale, subitement agrandie par la transformation de ses deux couches cellulaires internes?

Le moyen est plus simple qu'on ne pourrait le prévoir; c'est celui que nous lui voyons mettre en œuvre chaque fois qu'il s'agit de provoquer l'accroissement rapide d'une cellule, comme d'un organe.

A un moment donné, FIG. 92, une énorme quantité d'eau fait irruption dans le symplaste, y détermine une infinité de vacuoles, *v*, et par élargissement toujours croissant de celles-ci, refoule, avec le protoplasme, les cellules-mères des spores qui y sont plongées, et les éparpille plus ou moins uniformément, dans toute l'étendue du sporange.

Ainsi placées dans des conditions aussi égales que possible vis-à-vis du

(1) Et non pas huit cellules-mères, comme le dit SACHS dans son traité de Botanique.

plasmodium nourricier, ces cellules, A'''', dont la membrane reste encore très mince, prennent un protoplasme plus finement granuleux, plus homogène, mieux orienté autour du noyau, et des contours plus arrondis.

Dès ce moment, tout est préparé pour leur division en tétrades dont les éléments constitueront les spores. Elle ne tarde pas à se produire, FIG. **93**, $A''''/4$.

Jusqu'ici l'évolution a suivi une marche identique dans les macrosporanges et les microsporanges, et nous avons pu, sans préjudice pour l'exactitude des faits, les réunir dans un exposé commun.

Seules, des différences secondaires de forme, de grandeur et de position permettaient d'en préjuger la nature.

Dorénavant, celle-ci s'accusera, d'une manière précise, par une divergence radicale dans la série des phénomènes qui se passeront en eux, jusqu'à l'élaboration définitive des deux sortes de spores.

Nous les examinerons séparément.

II. *Microsporanges.*

Le sporange doit-il devenir un microsporange, FIG. **94**, PL. VI, les tétrades, *tr*, toutes égales qui s'y sont produites, par division des cellules-mères des spores, s'y disloquent presque en même temps, et leurs éléments, les spores, *sp*, s'y disséminent plus ou moins régulièrement dans le syncytium, *pl*, dont la masse s'uniformise graduellement par la réduction des vacuoles, *v*. Les membranes, *m*, des jeunes spores, *sp*, qui ont pris des contours très nets, et qui portent d'un côté la cicatrice originelle, *c*, que l'on sait, apparaissent alors avec d'autant plus d'évidence que leur contenu devient plus hyalin, et contraste ainsi davantage avec le protoplasme ambiant. Celui-ci est généralement encore parsemé de nombreux noyaux, *n*, mais leur disparition ne tardera pas; et comme nous n'avons pu leur reconnaître aucun rôle dans les phénomènes subséquents, nous nous dispenserons d'en parler encore.

A la suite de ces premières transformations, le microsporange présente l'aspect de la FIG. **95** avec ses soixante-quatre spores (1), *sp*, régulièrement espacées dans un bain très dense de protoplasme réticulé, d'où elles tirent leurs éléments nutritifs.

(1) Et non pas 32, comme le dit expressément ARCANGELI. Sulla *Pilularia* e la *Salvinia*; Nuovo Gior. bot. ital., Pise, 1876.

La spore a donc déjà sa membrane propre, ou endospore, comme l'appellent les auteurs, *m*.

Produite par le protoplasme périphérique de la spore même, elle se dilate, pendant qu'elle est jeune encore et mince, sous l'effet de la tension interne provoquée par l'afflux d'un suc cellulaire abondant, et se nourrit par intussusception, à la faveur de l'extension qu'elle subit.

C'est également au détriment du protoplasme interne de la cellule qu'elle s'épaissit par voie centripète, à la suite de modifications chimiques et physiques qui en changent profondément la nature et l'aspect.

Ce procédé est d'une application très générale dans la nature, puisque c'est le seul qui soit mis en œuvre pour l'édification des membranes des cellules constitutées en tissus, et conséquemment de loin les plus nombreuses.

L'exospore fait encore défaut. Elle va se former par voie centrifuge, aux dépens du plasmodium externe, et sera le résultat d'une série de modifications physico-chimiques, qui intéressent à la fois les deux éléments essentiels du protoplasme : le reticulum plastinien et l'enchylème.

Nous nous permettons d'appeler l'attention sur ce mode de formation des membranes. Il concerne exclusivement les cellules libres qui vivent pendant un certain temps dans un bain de protoplasme externe, comme c'est le cas pour certaines cellules qui concourent à la reproduction, et permet l'interprétation des détails de structure souvent si remarquables que présentent ces intéressantes cellules.

Malgré son importance, ce processus n'a occupé jusqu'ici que fort peu les savants.

Strasburger (1) l'a étudié dans des objets variés, entre autres, dans certaines espèces de *Marsilia;* Juranyi (2) et Heinricher (3) dans la *Salvinia;* mais l'usage exclussif de matériaux conservés dans l'alcool était peu propre à donner à ces auteurs la clef de l'interprétation que nous semble comporter cette délicate élaboration. Car, s'il est vrai que l'alcool conserve le protoplasme quant à sa masse et le fixe grossièrement, il est incontestable qu'il le contracte, le ratatine, le défigure, détruit ses adhérences naturelles et le rend peu propre à l'analyse des phénomènes intimes, des transformations subtiles et presque insaisissables dont il est le siége dans les êtres vivants.

(1) Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute, Jena, 1882.

(2) Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen von *Salvinia natans*, Berlin, 1873.

(3) Die nähere Vorgänge bei der Sporenbildung der *Salvinia natans*, 1882.

Après cette observation, nous nous rallions volontiers à l'opinion des auteurs précités qui reconnaissent que les membranes externes se forment aux dépens du plasmodium sporangial. Ce fait est, du reste, trop généralement accepté, pour qu'il soit utile de réfuter l'idée de METTENIUS qui n'y voyait qu'un produit de sécrétion de la spore. Mais nous ne pouvons adopter sans réserves leur manière de voir dans l'exposé du processus intime de cette métamorphose.

Aucun d'eux ne paraît avoir tenu suffisamment compte de la structure du protoplasme. Cette structure existe en effet, et, pour qui l'a reconnue, il serait logique de préjuger à priori qu'elle entre comme facteur dans le phénomène. Au reste, l'observation prouve qu'il en est ainsi. Généralement parlant, chaque détail des membranes cellulaires trouve son fondement et son explication dans un détail correspondant du protoplasme préexistant. Nous avons déjà rencontré, dans la description des membranes qui nous occupent, des indices peu équivoques d'une semblable origine. Il reste à faire la contre-épreuve en suivant avec soin les transformations progressives du protoplasme en membranes.

Cette étude n'a pas été faite ex professo pour les spores de la *Pilulaire*. Cependant cet objet se recommande plus que tout autre à l'observation, à cause de la multiplicité des couches à produire et de la netteté du phénomène. Aussi, n'y a-t-il pas lieu de s'étonner que J. B. CARNOY (1) ait fait appel à cette petite cryptogame, pour lui emprunter deux exemples tout à fait concluants de ces curieuses formations. A notre connaissance, les deux figures publiées par cet auteur sont les seules données actuelles concernant cet objet.

Nous nous contenterons d'esquisser brièvement les traits saillants de l'édification de la membrane externe de la microspore, nous réservant de nous arrêter plus longuement sur celle de la macrospore, où l'épaisseur plus grande, la diversité plus tranchée, et la structure mieux accusée des multiples couches qui la constituent, rendent les conditions d'étude exceptionnellement avantageuses.

Reprenons la microspore telle que nous l'avons laissée, FIG. **95**, absolument exempte encore d'exospore, mais baignée de toutes parts, par un protoplasme dense, à structure réticulée. Le réticulum plastinien d'abord irrégulier, *rpl*, FIG. **96**, s'oriente bientôt autour de chaque spore, *sp*, comme autour d'un centre d'action; et il n'est pas difficile de voir les mailles les

(1) La Biologie cellulaire, Lierre, 1884.

plus rapprochées s'allonger un peu radialement, se régulariser, changer de nature et d'aspect, modifier leur enchylème granuleux et constituer, à une distance infime de l'endospore, *m*, la membrane gauffrée, dont nous avons analysé plus haut la structure élégante.

Dans la FIG. **97**, où, pour plus d'évidence, nous n'avons reproduit que le réticulum plasmatique, *rpl*, abstraction faite de l'enchylème, qui en gorge les mailles; on voit cette membrane, en voie de formation, m''. Déjà délimité sur certaines plages, moins avancée sur d'autres, elle se montre partout en continuité parfaite avec le reticulum plastinien du symplaste, dont elle n'est que la série des mailles les plus rapprochées de la spore. Ces mailles ne se subdiviseront pas; elles grandiront à mesure que l'endospore qu'elles recouvrent élargira ses contours, et constitueront les logettes dont il a été fait mention plus haut, après que la plastine se sera transformée en cutine. Avant que la cutinisation n'est complète, cette membrane est lentement attaquée par l'acide sulfurique fort; plus tard, elle lui résiste; nous ne lui connaissons d'autre dissolvant que l'acide chromique qui ne l'entame qu'à la longue, tandis qu'il dissout très rapidement l'endospore.

La différence d'action de ce réactif sur ces deux membranes fournit un moyen très commode pour vider la membrane gauffrée de tout son contenu par une déhiscence en trois valves identique à celle qui se produit naturellement, lors de la germination, sur la face ventrale de la spore, suivant les trois côtes de l'endospore. Nous représentons cette membrane ainsi évidée dans la FIG. **99**, *a* et *b*.

Nous pensons que, en raison de l'analogie de structure des macrospores et des microspores, cette membrane gauffrée, m'', peut déjà être considérée comme la seconde de l'exospore. La première, *m*, serait constituée par cette zone extrêmement mince, hyaline et amorphe qu'un examen attentif fait découvrir entre l'endospore, *m*, et la membrane gauffrée, m''. Elle devrait son origine à une espèce d'épâtement du protoplasme sur l'endospore, où le réticulum deviendrait indistinct par fusion des trabécules. Nous n'insistons cependant pas; car, à part la plasticité qui lui est propre, l'absence de contours saisissables et de réactions caractéristiques peut très bien lui faire nier la valeur d'une membrane spéciale et la faire rattacher à la membrane m'', immédiatement supérieure, comme une de ses dépendances.

La troisième couche, celle à laquelle nous avons reconnu une nature cellulosique, est trop mince et offre trop peu de caractères physiques distinctifs pour qu'on puisse en suivre la formation indépendamment de la quatrième, dans laquelle elle est incluse. Quant à son existence, nous avons vu

que sa réaction avec le chlorure de zinc iodé ne permet pas de la révoquer en doute. La conversion des substances plastiques en une espèce de cellulose, dans la zone mamelonnée qu'elle occupe, est sans doute le seul caractère particulier de sa formation qui ne soit pas partagé par la quatrième membrane, chez qui la différentiation se fait en une espèce de gomme.

Ce caractère étant chimique, on conçoit qu'il échappe à l'observation.

La membrane gauffrée, m'', est en effet à peine dessinée, qu'on voit le protoplasme, réticulum et enchylème, se fondre progressivement en une substance homogène, semi-transparente, et former autour de chaque spore une auréole hyaline, q, dont l'élargissement ne prendra fin qu'après l'épuisement total du plasmodium sporangial, FIG. **98**. Il semble que chaque spore exerce autour d'elle une action digérante sur le protoplasme ambiant, pour se l'approprier de plus en plus, en étendant insensiblement sa sphère d'action, jusqu'à ce que l'influence des spores voisines vienne mettre fin à l'envahissement, en déterminant le domaine respectif de chacune. Il résulte de ce mode d'accroissement centrifuge, que ces membranes gommeuses, m'''', FIG. **100**, arrêtées l'une par l'autre dans leur développement, prennent des contours extérieurs polyédriques, c'est-à-dire terminés par des facettes planes. Ces membranes épaisses, étroitement juxtaposées dans un microsporange normalement développé et tout à fait mûr, font assez l'effet d'une substance hyaline continue, dans laquelle les soixante-quatre microspores, réduites à leur membrane gauffrée inclusivement, seraient presque uniformément distribuées. Souvent cependant il reste, interposées entre les membranes gommeuses des différentes spores, des lamelles plus ou moins étroites du protoplasme primitif non différentié. Leur grande réfringence les fait aisément reconnaître, et la belle coloration jaune d'or, que leur communique l'iode ne laisse aucun doute sur leur nature albuminoïde, FIG. **100**, *pl.*

Sur des spores fraîches, on rechercherait vainement dans la membrane gommeuse externe, m'''', un indice quelconque de la structure réticulée du protoplasme, aux dépens duquel elle s'est formée. Nous avons cru en reconnaître une image, assez effacée d'ailleurs, sur des spores soumises au contact de l'eau ou mieux de l'acide chromique dilué. Dans ces conditions, la membrane gommeuse, m'''', présente, quand elle commence à se gonfler, en s'hydratant, l'aspect reproduit grossièrement dans la FIG. **101**. Cet aspect serait dû, pensons-nous, à ce que les parties correspondantes au contenu des mailles primitives s'hydratent plus vite que les parties qui représentent les trabécules; il en résulte une différence de réfringence jusqu'au moment où, l'hydratation devenant égale partout, l'homogénéité parfaite est rétablie.

III. *Macrosporanges.*

Les tétrades issues dans les macrosporanges des seize cellules-mères des spores, ont une destinée bien différente de celle des éléments analogues dans les microsporanges. La division tétraédrique n'y est pas complète et les segments restent rattachés entre eux au centre, FIG. **102**, *tr*, PL. VI.

Chez quelques-unes d'entre elles, généralement, *a*, *b*, *c*, *d*, on voit l'une des quatre cellules prendre un développement plus marqué que les trois autres; mais une seule, entre toutes ces cellules choisies, aura le privilège de devenir l'unique macrospore.

Il y a là comme un double scrutin. Au premier tour, quelques candidats restent en présence; au second tour, tous sont éliminés sauf un.

La tétrade prédestinée, *a*, occupe généralement le centre du sporange; on la reconnaît bientôt à l'accroissement exagéré que prend l'une de ses cellules, *mp*, presque toujours celle qui est placée dans la tétrade du côté du pédicelle sporangial. Elle prend de suite un aspect hyalin, dilate rapidement ses contours, devient sensiblement ovale et se sépare de ses trois cellules-sœurs, *s*, en conservant leur empreinte sur son sommet, FIG. **103**, sous la forme de trois petites facettes limitées par autant de côtes saillantes.

Ces trois cellules, immédiatement frappées d'avortement, partageront le sort des quinze tétrades stériles; mais s'en distingueront toujours par une coloration jaune-brun qui en rend la recherche très-facile. Leurs restes flétris seront progressivement refoulés, au cours du développement de la macrospore fertile, et se retrouveront encore finalement blotties contre la paroi du sporange, après le remaniement complet de tout son contenu.

L'avortement de toutes ses congénères met la jeune macrospore en possession de l'héritage commun.

Aussi, dès le début, voit-on le plasmodium prendre dans toute l'étendue du sporange une orientation nouvelle, et converger vers elle de tous les points de la périphérie, comme vers un centre d'attraction, sans subir aucune influence déviatrice de la part des tétrades stériles, qui n'ont plus maintenant que la valeur de corps inertes répandus dans le symplaste. Celui-ci se porte abondamment vers la macrospore, sans abandonner toutefois la paroi sporangiale, avec laquelle il reste attaché par une multitude de cordons radiaux; il s'y condense autour d'elle en se débarrassant de ses vacuoles, *v*, qu'il refoule dans la zone moyenne, et prend dans son réticulum plastinien

une disposition franchement radiale. Par là, il devient évident que tout le contenu sporangial est sous la dépendance exclusive de la macrospore, qui en a pris possession tranquille et y exerce ses droits incontestés. C'est dans ces plantureuses réserves alimentaires qu'elle va puiser les éléments d'une nutrition abondante et les matériaux de sa riche exospore.

La spore, *mp*, est à peine dégagée de la tétrade où elle a pris naissance, qu'on voit le protoplasme se fondre en quelque sorte autour d'elle et lui former comme une auréole transparente, *au*, FIG. **104**, qui ira toujours s'élargissant, à mesure que la spore agrandira ses contours. On dirait qu'elle est le siège d'une émission de ferments, dont la nature varierait à plusieurs reprises, au cours du développement, pour modifier diversement les zones concentriques du plasmodium, qui entreront successivement dans la composition de l'exospore.

L'endospore est encore extrêmement délicate, quoiqu'elle soit parfaitement délimitée et déjà quelque peu imprégnée de substances organiques incrustantes, comme le démontre l'absorption facile des couleurs d'aniline.

Elle fléchit sous la moindre pression, et il est très rare que les manipulations microscopiques ne déforment et ne ratatinent la spore, qui ne renferme encore qu'un protoplasme très aqueux et un noyau, *n*, bien évident logé sous son sommet rétréci.

La spore grandit rapidement, en conservant à peu près les mêmes caractères. L'auréole s'élargit aussi en envahissant progressivement le plasmodium, FIG. **105**. Celui-ci prend une telle transparence dans cette zone, qu'on le croirait entièrement dissout ou remplacé en cet endroit par une immense vacuole dont la jeune spore occuperait le centre. Certains auteurs trompés par des matériaux contractés et défigurés par l'alcool, ont cru à l'existence réelle de cette cavité. Il n'en est rien cependant. Le protoplasme y existe encore avec sa structure finement réticulée; seulement, la réfringence des trabécules et de l'enchylème, modifiée chez les deux, y est devenue sensiblement égale, et donne à leur ensemble l'aspect d'une substance homogène. Cet état n'est que transitoire. Le réticulum réapparait en effet bientôt FIG. **106**, mais avec une régularité qu'on ne lui connaissait pas d'abord. Les mailles les plus internes sont toutes orientées dans le sens du rayon, elles s'allongent uniformément dans le même sens et reculent leur première trabécule transversale jusqu'à un même niveau, où se dessinent peu à peu les contours externes de la membrane gauffrée, *m''*, que nous avons décrite dans la macrospore adulte.

On prévoit dès maintenant que les mailles, agrandies dans la suite, constitueront les logettes prismatiques dont il a été question alors. Seulement, la substance des trabécules se modifiera profondément et se transformera en une espèce de cutine ou en cutine même, tandis que l'enchylème, actuellement tout à fait hyalin, subira des modifications chimiques dont il serait difficile de préciser la nature, et fera place définitivement à une substance gazeuse.

Cette membrane gauffrée, *m''*, reste d'abord beaucoup moins bien définie du côté interne. On peut cependant s'assurer qu'elle ne repose pas directement sur l'endospore, *m*, FIG. **106**, mais laisse en dessous d'elle un espace clair, *m'*, qui semble maintenant occupé par un mucilage homogène, mais se révèlera bientôt comme une membrane spéciale douée des caractères particuliers que nous avons reconnus à la première couche de l'exospore dans la spore adulte. La structure réticulée que nous avons constatée chez elle, est le fait du reticulum plastinien primitif qui, selon toute apparence a été conservé, retravaillé, amplifié, nourri, transformé.

La FIG. **106** montre les deux premières couche de l'exospore en voie de formation.

La première, *m'*, indiquée par un liséré pâle autour de la membrane propre de la spore, *m*, forme un petit mamelon sur le sommet de celle-ci, en *c*. C'est autour de ce mamelon de substance plastique que la seconde, *m''*, forme, au même endroit, la papille qui détermine le sommet organique de la spore et qui se vide plus tard, en s'affaissant et se plissant longitudinalement, à mesure que disparaît la substance sur laquelle elle s'est en quelque sorte moulée en se formant.

Nous croyons devoir insister de nouveau sur la liaison intime qui ne cesse d'exister entre la macrospore, les membranes déjà formées ou ébauchées, le plasmodium non encore différentié, la paroi du sporange et son pédicelle. C'est ce qui rend possible la nutrition de toutes ces parties, leur accroissement, les échanges chimiques constants qui en font la vie.

Au fur et à mesure que des zones de plus en plus externes du protoplasme sont transformées en membranes, il s'en refait de nouvelles, d'où les vacuoles sont éliminées pour les rendre tout à fait continues.

C'est ainsi, par exemple, que, pendant que la membrane gauffrée, *m''*, s'achève, FIG. **106**, le protoplasme se renforce tout autour et y entretient une zone d'une certaine épaisseur et exempte de vacuoles, que la différentiation envahit peu à peu.

Celle-ci continue à se traduire par l'élargissement de l'auréole claire qui, avons-nous dit, semble être le fait d'une action digérante de la spore.

Sous cette influence, dont il serait sans doute fort difficile d'étudier le jeu intime et de rechercher le caractère particulier, on voit les trabécules se gonfler, diffluer dans les mailles, pendant que l'enchylème lui-même se fond, au moins partiellement, et bientôt apparaît, FIG. **107**, une zone d'abord étroite d'une substance presque homogène, *m'''*, qui s'élargit ensuite en se substituant progressivement au protoplasme réticulé, *rpl.*

Telle est la formation de la troisième couche de l'exospore, FIG. **108**, à laquelle nous avons reconnu dans la première partie de ce travail, une structure reticulée, contrairement à l'opinion de SACHS qui lui attribue une structure prismatique, mais apparemment sans attacher grande importance à son allégation.

Encore une fois, la transformation physique est ici accompagnée d'une modification chimique corrélative. Les substances albuminoïdes y ont fait place à une espèce de cellulose, qui est loin du reste, de présenter elle-même, à tous les instants, identiquement la même composition. Comme nous l'avons dit plus haut, il reste généralement dans les mailles du réticulum, très réduites par le fait de la diffluence des trabécules, de très petites granulations sphériques de nature albuminoïde, comme semble le prouver leur coloration jaune par l'iode; ces granulations concourent, par leur distribution dans l'épaisseur de la membrane, à lui donner un aspect radié.

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent la spore s'accroît toujours, et parallèlement avec elle tout son entourage.

Son contenu s'enrichit dans la même mesure, grâce aux actions osmotiques que la continuité parfaite de toutes les parties du contenu sporangial rend toujours possibles. Le protoplasme, *pr*, devient beaucoup plus dense et les premiers grains de fécule y font leur apparition, *f*, FIG. **107**.

Voici la macrospore, FIG. **108**, en possession des trois couches inférieures de son exospore, *m'*, *m''*, *m'''*, et gorgée d'un protoplasme très nourri, qui ne diffère de celui de la spore mûre, que par sa pauvreté en huile et par le nombre moins considérable et les dimensions plus réduites des grains de fécule qui y sont presque uniformément répandus.

Autour d'elle, règne dans tout l'espace qui la sépare encore de l'enveloppe du sporange, *spg*, une zone plus ou moins épaisse, suivant les endroits, de symplaste primitif, *pl*, tout creusé de vacuoles, *v*, et parsemé des débris des tétrades stériles, *tr*.

Survient une fonte générale où le réseau plastinien sombre totalement, pour faire place à une gelée très homogène qui n'admet plus de vacuoles et refoule à la périphérie les tétrades stériles qui seules sont épargnées.

C'est la quatrième couche, m''', de l'exospore, FIG. 109, où la structure réticulée préexistante est complétement effacée, et qu'aucun traitement ne peut plus faire réapparaître. Sa formation tardive clôture la série des transformations du symplaste et constitue la macrospore dans la plénitude de sa perfection.

La plupart des auteurs, en s'abstenant de mentionner cette substance gommeuse, dans la description de la macrospore, semblent lui refuser la valeur d'une couche de l'exospore.

Néanmoins, nous croyons devoir maintenir la manière de voir qui vient d'être exposée.

Il nous suffit pour cela d'avoir constaté qu'elle a les mêmes titres que les couches inférieures, pour être considérée comme la quatrième d'entre elles, puisqu'elle n'est, également qu'un produit de différentiation du syncytium, sous l'influence de la spore, et suivant un processus identique au fond, bien que le détail en soit différent, comme il l'est, du reste, aussi pour les diverses couches inférieures.

Nous disions plus haut que la macrospore privilégiée accaparait tout le symplaste, à la suite de l'avortement de toutes ses congénères. C'est la règle générale, qui n'exclut pas de rares exceptions. Il arrive parfois, en effet, que l'une ou l'autre des cellules que nous avons vues se poser en rivales de la macrospore centrale, au début de la différentiation du sporange en macrosporange, continue momentanément son développement, parallèlement avec elle, et essaie, apparemment, de lui disputer la conquête du symplaste.

Ce n'est jamais qu'une tentative infructueuse que l'antagoniste privilégiée parvient toujours à réprimer assez tôt, grâce peut-être à l'avantage de sa position au centre du sporange, pour n'en éprouver jamais d'avaries telles qu'elle en deviendrait impropre au rôle auquel la nature la destine.

Quant à la spore rivale, qui a compromis momentanément l'évolution de la macrospore prédestinée, elle n'emporte de sa tentative avortée qu'un simulacre d'exospore difforme et réduite à des proportions dérisoires. Ce détail nous semble d'ailleurs tout à fait dépourvu d'importance, attendu qu'il ne dérange que très superficiellement l'économie du macrosporange et n'a pas d'influence sérieuse sur la constitution définitive de l'organe.

Comme on a dû le remarquer, nous avons renoncé, dans ce court exposé, à des questions de détails, qui seraient susceptibles encore de longs développements, pour nous borner à tracer rapidement les lignes saillantes du phénomène, et nous croyons y avoir insisté suffisamment pour faire saisir l'idée fondamentale et directrice de l'interprétation que nous semblent exiger ces jolies formations.

Il faut, pensons nous, en rechercher l'explication dans des différentiations physico-chimiques du protoplasme vivant, en tenant compte de sa structure, de sa composition, de ses mouvements, de ses échanges constants avec le milieu ; en un mot, de tous les caractères généraux de la cellule, élément organique des êtres vivants. La spore n'est, en effet, qu'une cellule, le plasmodium sporangial n'est non plus qu'une cellule multinucléée; comme tels, ils sont soumis aux lois générales de la biologie cellulaire dont la diversité des applications est, du reste, illimitée.

Aussi pensons-nous pouvoir émettre, en terminant, l'avis que les formations analogues présentées par d'autres plantes et particulièrement par les autres Rhizocarpées, sont susceptibles d'une interprétation semblable, quant au fond, mais variables quant aux détails et ce, dans la mesure même de la diversité qu'on observe dans la structure des membranes externes.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Portion d'une plante adulte de *Pilularia globulifera*, grandeur naturelle; à gauche un rameau fertile, *A*; à droite un rameau stérile, *B*; *tg*, tige; *fl*, feuilles; *r*, racines; *Fr*, fruits ou sporocarpes (variété terrestre).

FIG. **2**. Grossissement : 100. Coupe transversale de rhizôme, au milieu d'un mérithalle *ep*, épiderme; *ed*, endoderme; *pc*, parenchyme cortical; *cn*, canaux aérifères; *cl*, cloisons; *H*, hadrome; *L*, leptome; *ed'*, endoderme surnuméraire; *str*, cordon axial de stéréome.

FIG. **3**. Gross. : 180. Lambeau d'épiderme de la tige; *st*, stomates.

FIG. **4**. Gross. : 100. Lambeau d'épiderme jeune de la tige près du bourgeon; *cb*, cellules basilaires des poils désarticulés.

FIG. **5**. Gross. : 80. Coupe longitudinale de la tige *t*, passant également par la base d'une feuille *f* et celle d'une racine *r*; *ep*, épiderme; *cn*, canaux aérifères; *cl*, cloisons; *m*, méats; *pc*, parenchyme cortical; *ed*, endoderme; *ed'*, endoderme interne; *LH*, tissus conducteurs; *str*, cordon axial de stéréome renflé au milieu de la figure, là où s'articulait un rameau; *l*, ligne d'insertion de la racine sur la tige.

FIG. **6**. Gross. : 100. Coupe transversale de la feuille vers son milieu; *ep*, épiderme; *pc*, parenchyme cortical; *cn*, canaux aérifères; *cl*, cloisons unisériées; *ed*, endoderme engaînant le faisceau libéro-ligneux concentrique central.

FIG. **7**. Gross. : 150. Coupe longitudinale du sommet enroulé en crosse d'une feuille jeune; *ep*, épiderme; *cn*, canaux aérifères du parenchyme cortical; *cl*, cloisons; *LH*, faisceau libéro-ligneux concentrique axial, entouré de son endoderme; *pl*, poils; *s*, cellule terminale.

FIG. **8** Gross. : 150. Coupe transversale de la racine à sa base. *pc*, parenchyme cortical; *cn*, canaux aérifères au nombre de douze; *cl*, cloisons radiales en même nombre et associées deux à deux; *ed*, endoderme enveloppant le faisceau libéro-ligneux concentrique qui occupe le centre.

FIG. **9**. Gross. : 200. Coupe transversale de la racine vers son milieu. *cp*, lambeaux de la couche pilifère non encore détachés; *pa*, parenchyme cortical; *cn*, canaux aérifères; *cl*, cloisons; *pi*, poils internes; *ed*, endoderme.

FIG. **10**. Gross. : 150. Coupe longitudinale de l'extrémité de la racine. *cf*, coiffe; *cp*, couche pilifère; *pr*, poils radicaux; *cl*, cloisons radiales criblées de méats intercellulaires; *LH*, faisceau libéro-ligneux.

PLANCHE II.

FIG. **11**. Gross. : 150 Coupe transversale du pédicelle fructifère vers son milieu. *F*, position de la feuille vis-à-vis du pédicelle; *ep*, épiderme; *cn*, canaux aérifères; *cl*, cloisons; *ed*, endoderme avec faisceau libéro-ligneux latéral; *str*, stéréome cortical dégagé de tout endoderme.

FIG. **12**. Gross. : 40. Coupe longitudinale du sporocarpe avec ses dépendances. *D*, tige coupée transversalement au niveau de l'insertion du sporocarpe; *E*, base d'un rameau latéral coupé longitudinalement; *F*, base d'une racine coupée longitudinalement; *C*, base de la feuille voisine du sporocarpe en coupe longitudinale; *B*, coupe longitudinale du pédicelle; *A*, coupe longitudinale du sporocarpe proprement dit, passant par le milieu de deux valves oposées; *I*, couche épidermique avec ses dépendances; *pl*, poil; *st*, stomate; *II*, première couche de cellules prismatiques; *III*, deuxième couche de cellules prismatiques; *IV*, couche de parenchyme amylacé méatique avec ses dépendances; *pt*, mamelon sporangifère ou placenta; *LH*, faisceaux libéro-ligneux; *ed*, endoderme; *V*, endusies; *spg*, sporanges; *cs*, cavités sorales; *o*, espace libre, résultant de la séparation mutuelle des indusies au centre de l'organe.

FIG. **13**. Gross. : 40. Coupe transversale du sporocarpe au niveau indiqué par la flèche à gauche de la FIG. **12**. *I*, couche épidermique avec poils, *pl*, en coupe transversale; *II*, couche externe de cellules prismatiques; *III*, couche interne de cellules prismatiques, plus grande; *IV*, couche méatique de parenchyme amylacé hébergeant les tissus conducteurs, *LH*; *ed*, endoderme; *pt*, mamelon sporangifère ou placenta; *V*, indusies; *o*, espace libre que laissent les indusies au centre de l'organe en se détachant l'une de l'autre, suivant l'axe du fruit; *spg*, sporanges; *cs*, cavité sorale.

FIG. **14**. Gross. : 175. Coupe optique tangentielle de l'épiderme sur les deux tiers supérieurs du sporocarpe; *st*, stomates dépourvus de chambres stomatiques.

FIG. **15**. Gross. : 175. Lambeau d'épiderme emprunté au tiers inférieur de la capsule fructifère; *st*, stomates pourvus de chambres stomatiques; *pl*, poil en place vu en projection; *cp*, sa cellule pédicellaire; *cb*, cellules basilaires du poil en place et d'autres arrachés.

FIG. **16**. Gross. : 175. Portion de la coupe longitudinale de la capsule fructifère; *pl*, poil en place; *cp*, cellule pédicellaire du poil; *cb*, sa cellule basilaire; *I*, épiderme; *II*, première couche de cellules prismatiques; *a*, ligne réfringente qui la coupe en deux; *III*. deuxième couche de cellules prismatiques plus grandes; *IV*, parenchyme amylacé.

FIG. **17**. Gross. : 175. Coupe transversale d'un stomate dans la partie inférieure de la paroi ligneuse d'un sporocarpe; *st*, les deux cellules stomatiques; *ch*, chambre stomatique; *I*, *II*, *a*. *III*, *IV*, mêmes indications qu'à la figure précédente.

FIG. **18**. Gross. : 175. Coupe longitudinale d'un stomate, *st*, dans la paroi d'un sporocarpe; *ch*, chambre stomatique. Mêmes indications que plus haut.

FIG. **19**. Gross. : 175. Portion d'une coupe radiale de la paroi résistante externe du sporocarpe. *I*, épiderme; *II*, première couche de cellules prismatiques; *III*, deuxième couche de cellules prismatiques. Le trait *a* indique la ligne très réfringente qui traverse la zone *II*, dans son milieu. Un trait délié indique les membranes primaires des éléments cellulaires.

FIG. **20**. Gross. : 175. Coupe tangentielle pratiquée dans la zone *II* de la figure précédente, vers son milieu. Les membranes primaires sont indiquées par un trait; la lumière des cellules est réduite à presque rien.

FIG. **21**. Gross. : 175. Coupe tangentielle de la même zone *II* de la FIG. **19**, vers sa limite externe. Les membranes cellulaires sont ici beaucoup moins épaisses et conséquemment les cavités cellulaires plus spacieuses.

FIG. **22**. Gross. : 175. Éléments prismatiques de la zone *II* de la FIG. **19**, dissociés qar la macération de SCHULTZE et vus en coupe optique.

FIG. **23**. Gross. : 175. Contenu protoplasmatique des mêmes cellules, dégagé par la dissolution de la membrane cellulosique au moyen de l'acide sulfurique concentré. En *b*, il reste un petit anneau d'une substance réfringente indiqué en coupe par un trait. En *a*, cet anneau a lui-même disparu.

FIG. **24**. Gross. : 175. Coupe tangentielle pratiquée dans la zone *III* de la FIG. **19**, vers le milieu de cette zone où les épaississements des membranes sont plus marqués.

FIG. **25**. Gross. : 175. Coupe paralléle à la précédente, mais pratiquée vers la limite interne ou externe de la zone *III*, où les membranes sont moins épaisses.

FIG. **26**. Gross. : 175. Éléments prismatiques de la zone *III* de la FIG. **19**, dissociés par la macération.

FIG. **27**. Subdivisions du faisceau vasculaire du pédicelle fructifère, *LH*, à la base du sporocarpe. Une double bipartition donne les quatre rameaux, *a*, *b*, *c*, *d*, qui subissent chacun une tripartition, suivant des modes variés.

FIG. **28**. Soudure, sous le sommet du fruit, des trois rameaux de tissu conducteur dans chacune des quatre valves.

FIG. **29**. Schéma de l'appareil conducteur du sporocarpe.

FIG. **30**. Gross. : 175. Coupe transversale d'un rameau vasculaire dans le sporocarpe. *ed*, endoderme immédiatement entouré par les cellules du parenchyme amylacé.

PLANCHE III.

FIG. **31**. Gross. : 150. Forme type des poils qui recouvrent le sporocarpe. *a*, cellule basilaire; *b*, cellule pédicellaire.

FIG. **32**. Gross. : 150. Seconde forme typique des mêmes poils. *a*, cellule basilaire; *b*, cellule pédicellaire.

FIG. **33**. Gross. : 175. Vue d'ensemble du sac sporangial, abstraction faite du contenu des cellules.

FIG. **34**. Gross. 175. Quelques cellules du même objet montrant en coupe optique les ponctuations des membranes latérales.

FIG. **35**. Gross. : 175. Vue d'ensemble d'une macrospore, abstraction faite de ses deux couches gommeuses externes; *p*, papille.

FIG. **36**. Gross. : 175. Coupe longitudinale complète de la macrospore suivant son grand diamètre. *pr*, protoplasme; *f*, fécule; *h*, huile grasse; *n*, noyau; *m*, membrane propre de la cellule ou endospore; *m'*, première couche de l'exospore; *m''*, seconde couche de l'exospore; *p*, papille; *m'''*, troisième couche de l'exospore; *m''''*, quatrième et dernière couche de l'exospore.

FIG. **37**. Partie plus grossie de la seconde couche *m''* de l'exospore.

FIG. **38**. Gross. 175. Portion d'une coupe éraillée d'une macrospore, où la tructure réticulée de la couche la plus intime de l'exospore *m'* devient plus évidente, par le fait de l'étirement; *m''*, seconde couche de l'exospore.

FIG. **39**. Gross. : 175. Lambeau d'une coupe tangentielle pratiquée dans la membrane gauffrée, la seconde de l'exospore, *m''* dans la FIG. **36**.

FIG. **40**. Gross. : 175. Coupe transversale de la papille qui surmonte la macrospore, vers son milieu.

FIG. **41**. Gross. : 175. Goupe transversale de la macrospore, un peu au dessous de la naissance de la papille. La coupe n'intéresse que la membrane gauffrée *m''*.

FIG. **42**. Gross. : 350. Divers aspects. *a*, *b*, *c*, de la microspore dépouillée de ses membranes gommeuses externes.

FIG. **43**. Gross. : 350. Différentes coupes de microspores. *a*, spore mûre avec son aspect normal; *pt*, protoplasme; *n*, noyau; *d* et *c*, spores qui ont pris la forme d'un ménisque à la suite d'une déshydratation ou d'une action mécanique; *m*, endospore; *m''*, membrane gauffrée de l'exospore; *b*, spore au commencement de la germination; *pr*, protoplasme; *f*, grains de fécule; *n*, noyau.

FIG. **44**. Gross. : 350. Coupe transversale complète d'une microspore avec ses multiples membranes. *m*, endospore; *m'*, première couche de l'exospore; *m''*, seconde couche de l'exospore ou membrane gauffrée; *m'''*, troisième; *m''''*, quatrième couche de l'exospore.

FIG. **45**. Gross. : 250. Coupe longitudinale d'un jeune rameau stérile. *A*, sommet de l'axe; *B*, rudiments de la feuille la plus jeune; *B'*, feuille plus âgée; *C*, rudiments de la racine la plus jeune; *C'*, racine plus âgée; *s*, *s*, *s*, *s*, cellules-mères de ces organes; *ep*, épiderme; *pl*, poils dont quelques-uns seulement sont figurés; *LH*, ébauche du faisceau libéro-ligneux concentrique du rameau résultant de la soudure des éléments vasculaires des différents organes.

FIG. **46**. Gross. : 250. Premiers rudiments du sporocarpe encore réduit à un petit mamelon cellulaire homogène.

FIG. **47**. Gross. : 250. Mamelon un peu plus âgé. En *a* et *b*, deux des quatre cellules initiales des quatre lobes qui vont naître sur le sommet. En *pl*, les cellules épidermiques s'allongent en papilles et se clivent pour donner les éléments des premiers poils.

FIG. **48**. Gross. : 250. Coupe optique d'un jeune fruit à une étape plus avancée *a* et *b*, deux des quatre lobes qui commencent à poindre au sommet du mamelon initial, en se dégageant du parenchyme central; *pa*, première ébauche des indusies. *pl*, poils; *LH*, premiers vestiges des tissus conducteurs.

FIG. **49**. Gross. : 220. Coupe optique d'une phase ultérieure du même objet où se manifeste déjà la différentiation des tissus du pédicelle *B*. *LH*, tissus conducteurs; *str*, ébauche du cordon latéral du stéréome. *A*, sporocarpe proprement dit, peu distinct encore du pédicelle; *a* et *b*, deux des quatres lobes; *pa*, indusies; *s*, leur ligne de démarcation.

FIG. **50**. Aspect du sommet du sporocarpe reproduit en coupe longitudinale dans la figure précédente. *a*, *b*, *c*, *d*, les quatre lobes valvaires du jeune fruit faisant un peu saillie au dessus du parenchyme central, *pa*, avec lesquels ils restent soudés à la périphérie, et dont ils sont détachés vers le centre. *s*,*s*, deux lignes croisées marquant la division du parenchyme, *pa*, au centre, en quatre quartiers qui constituent l'ébauche des indusies.

FIG. **51**. Gross. : 100. Coupe générale intéressant à la fois un sporocarpe un peu plus avancé, *A*; avec son pédicelle, *B*; la tige, *D*; la feuille voisine, *C*; une racine, *E*; pour montrer les relations existant à cette étape entre les éléments fibro-vasculaires de ces divers organes. *LH*, tissu vasculaire; *str*, tissu fibreux ou stéréome; *ed*, endoderme ordinaire; *ed'*, endoderme surnuméraire.

FIG. **52**. Gross. : 250. Figure amplifiée du sporocarpe proprement dit, *A*, de la figure précédente. *a*, *b*, deux lobes valvaires opposés coupés longitudinalement dans leur milieu; *pa*, indusies; *s*, leur ligne de démarcation au centre de l'organe; *epi*, épiderme interne des lobes valvaires; *LH*, tissus conducteurs; *str*, stéréome du pédicelle; *pl*, cellules basilaires des poils non figurés.

FIG. **53**. Gross. : 250. Coupe transversale pratiquée dans un sporocarpe embryonnaire au même stade que celui de la figure précédente, au niveau indiqué dans celle-ci par la flèche. Les mêmes lettres se rapportent aux mêmes éléments.

PLANCHE IV.

FIG. **54**. Gross. : 230. Portion d'une coupe longitudinale d'un sporocarpe plus développé, passant par le milieu de l'un des quatre lobes valvaires, *a*. *R*, retrait détachant du lobe valvaire, sur sa face interne, un mamelon parenchymateux, *pt*, ébauche du placenta sporangifère. *epi*, cellules épidermiques de ce placenta différentiées en cellules-mères des sporanges. *pa*, indusie non encore soudée au sommet avec l'extrémité libre de la valve, *a*. *LH*, tissus vasculaires.

FIG. **55**. Gross. : 200. Dernière phase de la période embryonnaire du sporocarpe, caractérisée par la soudure, au sommet de l'organe, des valves, *a*, *b*, avec leur indusie respective, *pa*. *i*, isthme de parenchyme ordinaire reliant le mamelon ou placenta sporangifère à la valve dont il dépend, *pt*. *spg*, premiers rudiments des sporanges. *LH*,

tissus vasculaires; *q*, parenchyme ordinaire non encore différentié; *ep*, épiderme, abstraction faite des poils; *str*, cordon du stéréome du pédicelle.

FIG. **56**. Schéma des lignes de soudure, au sommet du sporocarpe, des valves *a*, *b*, *c*, *d*, avec les indusies soudées elles-mêmes entre elles, à cet endroit, suivant les deux lignes croisées, *s*,*s*.

FIG. **57**. Gross. : 120. Coupe longitudinale d'un jeune fruit, au sortir de la période embryonnaire. La coupe passe comme dans les figures précédentes, au milieu de deux sores opposés. *ep*, épiderme, abstraction faite des poils qui s'observent actuellement sur tout le pourtour du fruit. *mi*, couche hypodermique transformée en méristème générateur des deux couches de cellules prismatiques de la capsule; *q*, parenchyme méatique amylacé jeune; *LH*, faisceau libéro-ligneux du pédicelle ramifié dans le sporocarpe; *i*, isthme de parenchyme amylacé rattachant le placenta, *pt*, à la paroi de la capsule; *spga*, macrosporanges; *spgi*, microsporanges à différentes étapes de leur développement; *cs*, cavité sorale; *pa*, indusies; *s*, ligne d'intersection des indusies, au centre de l'organe.

FIG. **58**. Gross. : 100. Portion de coupe transversale pratiquée dans la base d'un sporocarpe beaucoup plus âgé, mais à un niveau correspondant à celui qui est indiqué par la flèche à droite de la figure précédente. Cette coupe traverse la petite fossette *o* que l'on trouve en cet endroit du sporocarpe, du côté opposé à la feuille voisine. *I*, épiderme très déprimé au fond de la fossette, très élevé sur ses bords; *II* et *III*, les deux zones de cellules prismatiques hypodermiques; *IV*, parenchyme amylacé; *LH*, faisceau libéro-ligneux concentrique.

FIG. **59**. Gross. : 100. Sporocarpe encore très jeune, mais en possession de son organisation définitive dans ses traits essentiels. *I*, couche épidermique, abstraction faite des poils; *II*, première couche des cellules prismatiques commune à tout le sporocarpe; *III*, deuxième couche de cellules prismatiques en retard sur la première dans son développement; *IV*, parenchyme méatique amylacé; *LH*, tissus conducteurs; *V*, indusies séparées l'une de l'autre, au centre du jeune fruit, suivant la ligne *s*; *pt*, placenta sporangifère rattaché à la valve par un pont de parenchyme amylacé, *i*, parcouru par les tissus conducteurs, *LH*; *spgi*, microsporanges; *spga*, macrosporanges en voie de formation; *cs*, cavité sorale; *ep*, épiderme du pédicelle fructifère; *cn*, canaux ou chambres aérifères du parenchyme cortical; *cl*, cloisons unisériées; *str*, faisceau fibreux latéral.

FIG. **60–65**. Gross. : 200. Phases diverses du développement des poils du sporocarpe, suivant deux modes principaux. *A*, *B*, *C*, *D*, première série de transformation du poil jeune aboutissant à la forme type *E*. *A*, *B*, *C'*, *D'*, deuxième série de transformations aboutissant à une autre forme type *E'*. *a*, cellule basilaire du poil; *b*, cellule pédicellaire.

FIG. **66**. Gross. : 200. Partie inférieure d'un poil où le sens d'accroissement des cellules est indiqué par des flèches.

FIG. **67**. Vue idéale des deux cellules inférieures du poil. *a*, cellule basilaire, toujours enchassée dans les cellules épidermiques ordinaires; *b*, cellule pédicellaire, en forme d'entonnoir excentrique.

PLANCHE V.

FIG. **68** à **77** inclusivement. Différentiations successives du parenchyme homogène de la capsule dans le sporocarpe embryonnaire, jusqu'à l'établissement définitif, avec leurs caractères propres, des multiples couches cellulaires de la capsule dans le fruit mûr.

FIG. **68**. Gross : 200. Portion périphérique d'une coupe transversale d'un sporocarpe embryonnaire (voir FIG. **55**, PL IV). *I*, couche épidermique; *II+III*, couche hypodermique non encore différentiée; *IV*, parenchyme ordinaire.

FIG. **69**. Coupe analogue à la précédente dans un fruit un peu plus âgé. La couche cellulaire hypodermique *II+III* passe à l'état de méristème

FIG. **70**. La couche hypodermique se divise tangentiellement en deux autres qui sont l'ébauche des deux zones d'éléments prismatiques que l'on rencontrera plus tard.

FIG. **71**. Les cellules épidermiques *I*, continuent à se soulever; les cellules de la zone *II* subissent des divisions radiales; les cellules de la zone *III* se divisent par-ci, par-là, tangentiellement, ou plus ou moins obliquement; des méats apparaissent dans la couche *IV*, ébauche du parenchyme amylacé.

FIG. **72**. Étape plus avancée du développement des mêmes couches dans lesquelles il ne se formera plus dorénavant d'éléments nouveaux; *I*, couche épidermique avec un poil, *pl*, coupé transversalement au niveau de son insertion; *a*, cellule basilaire; *b*, cellule pédicellaire; *II*, couche externe des cellules prismatiques plus grandes; *IV*, parenchyme méatique.

FIG. **73**. Aspect des mêmes tissus dans une phase ultérieure de l'évolution du fruit. Mêmes indications qu'à la figure précédente; *a*, granulations réfringentes qui font leur apparition au centre de la couche *II*.

FIG. **74**. Coupe des mêmes tissus dans un objet plus développé. Les granulations réfringentes sont devenues plus abondantes au milieu de la zone *II*, et y dessinent une bande étroite granuleuse, *a*.

FIG. **75**. Aspect donné à la zone *II*, par des pressions contraires exercées dans le sens des flèches, sur des coupes minces. Les membranes de ces cellules, très délicates dans leur milieu d'abord, se plissent toutes dans le même sens et font l'effet d'une double couche de cellules.

FIG. **76**. Coupe analogue aux précédentes, passant par un stomate. *st*, cellules stomatiques; *ch*, chambre stomatique. Les membranes cellulaires des différentes couches commencent à s'épaissir. Les granulations, *a*, de la couche *II*, se rapprochent de plus en plus d'une ligne idéale.

FIG. **77**. Les dimensions définitives des cellules sont acquises, et les épaississements des membranes sont déjà devenus considérables. En *a*, les granulations ont été envahies par les membranes cellulosiques des éléments prismatiques de la couche *II*, et il en résulte une ligne réfringente encore un peu estompée.

FIG. **78**. État définitif des différentes couches *I*, *II*, *III*, *IV*, de la capsule avec leur contenu. *I*, cellules épidermiques renfermant quelques grains de fécule; *ct*, cuticule; *II*, couche externe de cellules prismatiques sillonnée dans son milieu par la ligne réfringente, *a*, nettement définie. *III*, couche interne de cellules prismatiques; *IV*, parenchyme méatique amylacé; *V*, parenchyme des indusies.

FIG. **79—93**. Étapes successives de l'évolution des sporanges jusqu'à la division tétraédrique des cellules-mères des spores.

FIG. **79**. Gross. : 230. Portion d'une coupe longitudinale pratiquée dans un jeune sporocarpe embryonnaire, par le milieu d'un lobe valvaire, *a*; *pt*, mamelon parenchymateux sporangifère, ou placenta. *R*, retrait, grâce auquel le placenta se détache de plus en plus de la valve externe au sommet; *epi*, cellules épidermiques du placenta différentiées en cellules-mères des sporanges; *pa*, parenchyme central du fruit ou indusie; *LH*, tissus conducteurs.

FIG. **80**. Gross. : 300. Fragment du placenta portant quelques cellules mères, *A*, des sporanges, qui subissent à la base leurs premiers cloisonnements.

FIG. **81**. Même gross. Cloisonnements ultérieurs au même endroit donnant l'ébauche du pédicelle des sporanges, *pd*.

FIG. **82**. Item.

FIG. **83**. La cellule *A* qui était encore terminale devient centrale à la suite de la séparation sur son sommet d'un segment en calotte, *a*, qui reste rattaché latéralement aux trois dernières cellules tabulaires obtenues par clivage oblique sur les côtés de la cellule-mère, *A*. Deux de ces trois cellules tabulaires sont seules visibles en coupe optique, *b*, *c*.

FIG. **84**, *A*, cellule-mère centrale; *spg*. ébauche de la paroi sporangiale obtenue par les premiers cloisonnements des quatre cellules initiales de la figure précédente; *pd*, pédicelle.

FIG. **85**. Gross. : 300. Nouveau système de clivages sur toute la périphérie de la cellule centrale *A*, donnant les rudiments d'une seconde assise de cellules à la paroi sporangiale, *ci*.

FIG. **86**. Cette couche interne, *ci*, a déjà subi des cloisonnements radiaux et devient plus puissante. Pour le reste, mêmes indications que plus haut.

FIG. **87**. Cloisonnement tangentiel des cellules de la couche interne, *ci*, de la figure précédente, d'où résulte le dédoublement de cette couche en deux nouvelles, *ci*, *ci'*.

FIG. **88**. Étape un peu plus avancée, où tout est préparé pour la division de la cellule centrale, *A*. *n*, son noyau; *spg*, couche externe du sporange; *ci*, première couche de cellules interne; *ci'*, seconde couche de cellules interne; *pd*, pédicelle.

FIG. **89**. Diverses phases de la subdivision répétée de la cellule centrale du sporange jeune. *I*, cellule *A* binuclée; *II*, première subdivision, donnant deux cellules *A'*. *III*, deux cellules *A'* binuclées; *IV*, deuxième subdivision donnant quatre cellules *A''*; *V* et *VI*, huit cellules déjà binucléées, provenant de la troisième subdivision *A'''*; *pt*, coupe transversale du placenta.

FIG. **90**. *A''''*, cellules-mères des spores au nombre de seize provenant de la quatrième subdivision de la cellule primitive. La débâcle des deux couches internes, *ci*, *ci'*, du sporange, commence à se produire pour donner le plasmodium sporangial. *spg*, enveloppe externe permanente du sporange; *pd*, pédicelle.

FIG. **91**. *pl*, plasmodium résultant de la fusion déjà presque complète des éléments cellulaires des deux couches internes du sporange; *n*, noyaux du plasmodium; *A''''*, cellules-mères des spores; *spg*, paroi sporangiale; *pd*, pédicelle.

FIG. **92**. Dissémination des cellules mères des spores A'''' dans toute l'étendue du plasmodium nourricier *pl*; *v*, larges vacuoles produites au sein du plasmodium; *n*, ses nombreux noyaux; *spg*, paroi sporangiale; *pd*, pédicelle.

FIG. **93**. Division tétraédrique des seize cellules-mères des spores $A''''/4$; *pl*, plasmodium nourricier; *v*, vacuoles; *n*, noyaux; *spg*, paroi du sporange; *pd*, pédicelle.

PLANCHE VI.

FIG. **94**. Dislocation des tétrades, *tr*, dans un microsporange et dissémination des microspores, *sp*, par les mouvements du plasmodium, *pl*, dans toute l'étendue du sporange, *spg*; *v*, vacuoles du symplaste; *c*, cicatrice originelle sur la face ventrale des spores; *n*, noyaux du symplaste.

FIG. **95**. Étape plus avancée où tout est préparé pour l'élaboration des différentes couches de l'exospore des microspores, aux dépens du plasmodium très dense et exempt de vacuoles, *pl*. *n*, débris de noyaux disséminés dans le symplaste; *spg*, paroi sporangiale; *pd*, pédicelle; *sp*, microspores encore réduites à leur membrane propre ou endospore, *m*; *c*, cicatrice sur la face ventrale des spores.

FIG. **96**. Gross. : 300. Point de départ de la formation de l'exospore des microspores. Orientation des mailles du réticulum protoplasmatique, *rpl*, du symplaste autour des spores; *m*, endospore.

FIG. **97**. La membrane gauffrée, m'', la seconde de l'exospore, se dessine sur certaines plages, reste encore indistincte sur d'autres. m', première couche très mince de l'exospore; *m*, endospore; *rpl*, reticulum plastinien, abstraction faite de l'enchylème.

FIG. **98**. Différentiation ultérieure et progressive du symplaste autour des spores déjà dotées de leur membrane gauffrée, m''; *q*, auréole claire produite autour de chaque spore, par la fonte progressive du réticulum plastinien et de l'enchylème, pour aboutir à la formation des deux couches gommeuses externes de l'exospore; *pl*, plasmodium non encore envahi par la différentiation.

FIG. **99**. Microspores jeunes traitées par l'acide chromique qui dissout rapidement l'endospore et son contenu et ne conserve momentanément que la membrane gauffrée, ouverte par une déhiscence artificielle en trois valves, sur sa face ventrale.

FIG. **100**. État définitif des spores après la formation des deux dernières couches m''' et m'''' de leur exospore. *n*, leur noyau; *pr*, leur protoplasme aqueux; *pl*, derniers vestiges du symplaste laissés par-ci, par-là, entre les microspores, sous forme de lamelles anastomosées.

FIG. **101**. Aspect confusément réticulé présenté par la membrane gommeuse externe de l'exospore, m'''', au premier contact de l'eau, ou mieux de l'acide chromique dilué. m''', membrane ou couche cellulosique mamelonnée extérieurement et déformée par l'eau qui la détache de la membrane gauffrée, m''.

FIG. **102**. Gross. : 200. Jeune sporange un peu après le début de sa différentiation en macrosporange. *tr*, seize tétrades dont les éléments restent unis; *a*, *b*, *c*, *d*, quelques cellules un peu plus développées, dont une seule, *a*, deviendra la macrospore; *pl*, plasmodium; *v*, vacuoles; *n*, noyaux; *spg*, enveloppe du sporange; *pd*, pédicelle.

FIG. **103**. Gross. : 200. Jeune macrospore, *mp*, vue d'en haut, en dessous de ses trois cellules-sœurs stériles, *s*.

FIG. **104**. Étape plus avancée du macrosporange avec orientation du symplaste, *pl*, vacuoleux, autour de la macrospore, *mp*; *n*, noyau de la macrospore; *m*, membrane propre ou endospore; *tr*, tétrades stériles; *n*, noyaux du symplaste; *s*, cellules sœurs stériles de la macrospore; *au*, auréole de protoplasme plus hyalin autour de la macrospore; *spg*, paroi sporangiale; *pd*, pédicelle.

FIG. **105**. Phase préparatoire à la formation des deux couches internes de l'exospore, au sein de l'auréole très élargie de protoplasme hyalin, *au*; *mp*, macrospore avec son protoplasme très aqueux; *n*, son noyau; *m*, son endospore ou membrane propre; *pl*, plasmodium non encore différentié; *v*, vacuoles entre les cordons protoplasmatiques; *tr*, tétrades stériles; *s*, cellules-sœurs stériles de la macrospore; *c*, lieu de formation de la papille; *spg*, sporange; *pd*, pédicelle.

FIG. **106**. Gross 150. Élaboration des deux couches internes de l'exospore; *mp*, macrospore avec son noyau, *n*, et sa membrane propre ou endospore, *m*; *m'*, première couche de l'exospore formant au sommet de la spore, en *c*, un mamelon autour duquel la seconde couche, *m''*, à structure gauffrée, se moule pour former la papille. Cette membrane, *m''*, bien définie en certains endroits, est encore mal délimitée en d'autres; *rpl*, zone de plasmodium différentié autour de la spore; *pl*, plasmodium non encore différentié; *v*, vacuoles; *tr*, tétrades stériles; *s*, cellules-sœurs stériles de la macrospore; *spg*, enveloppe du sporange; *pd*, pédicelle.

FIG. **107**. Phase plus avancée avec formation de la couche cellulosique, la troisième de l'exospore, *m'''*; *m''*, seconde couche à structure gauffrée; *m'*, première couche de nature plastique; *c*, papille encore gonflée par la substance plastique sur laquelle elle s'est formée; *m*, endospore ou membrane propre de la macrospore, *mp*; *pr*, son contenu protoplasmatique; *f*, fécule; *n*, son noyau; *rpl*, zone de plasmodium différentié; *pl*, plasmodium non encore différentié; *v*, vacuoles; *tr*, tétrades stériles; *spg*, paroi sporangiale; *pd*, pédicelle.

FIG. **108**. Étape ultérieure montrant la macrospore, *mp*, en possession des trois premières couches de son exospore, *m'*, *m''*, *m'''*; *m*, endospore; *n*, noyau; *pr*, protoplasme dense; *f*, fécule; *c*, papille en train de s'affaisser au fur et à mesure qu'elle se vide de la substance plastique qui la gorgeait d'abord; *pl*, restes du plasmodium primitif non différentié; *v*, vacuoles; *tr*, tétrades stériles; *s*, cellules-sœurs stériles de la macrospore; *spg*, sac sporangial; *pd*, pédicelle.

FIG. **109**. Coupe optique longitudinale du macrosporange normalement développé et complétement mûr. *mp*, macrospore contenant un protoplasme dense, parsemé de grains de fécule et de globules d'huile; *n*, son noyau; *m*, endospore; *m'*, *m''*, *m'''*, *m''''*, les quatre couches de son exospore; *c*, intérieur de la papille vidée; *tr*, tétrades stériles blotties contre la paroi du sporange, *spg*; *f*, grains de fécule dans les cellules de cette paroi; *pd*, pédicelle.

TABLE DES MATIÈRES.

PAGES

Introduction 319
Aperçu historique 320
Division de ce travail 323

PREMIÈRE PARTIE.

Anatomie

DES ORGANES VÉGÉTATIFS ET FRUCTIFÈRES, A L'ÉTAT ADULTE.

Préliminaires 325
I. LA TIGE 327
II. LA FEUILLE 330
III. LA RACINE 331
IV. LE SPOROCARPE. 333
A. Le pédicelle fructifère 333
B. Le sporange proprement dit. 335
1° **La Capsule** 335
a. Les indusies 336
b. Les valves ou l'enveloppe externe 336
I. Épiderme et ses dépendances 337
II. Première couche de cellules prismatiques . . . 338
III. Deuxième assise de cellules prismatiques . . . 341
IV. Couche de parenchyme amylacé et tissus conducteurs . . 342
2° **Les Sporanges** 343
a. Macrosporanges 344
b. Microsporanges 350

DEUXIÈME PARTIE.

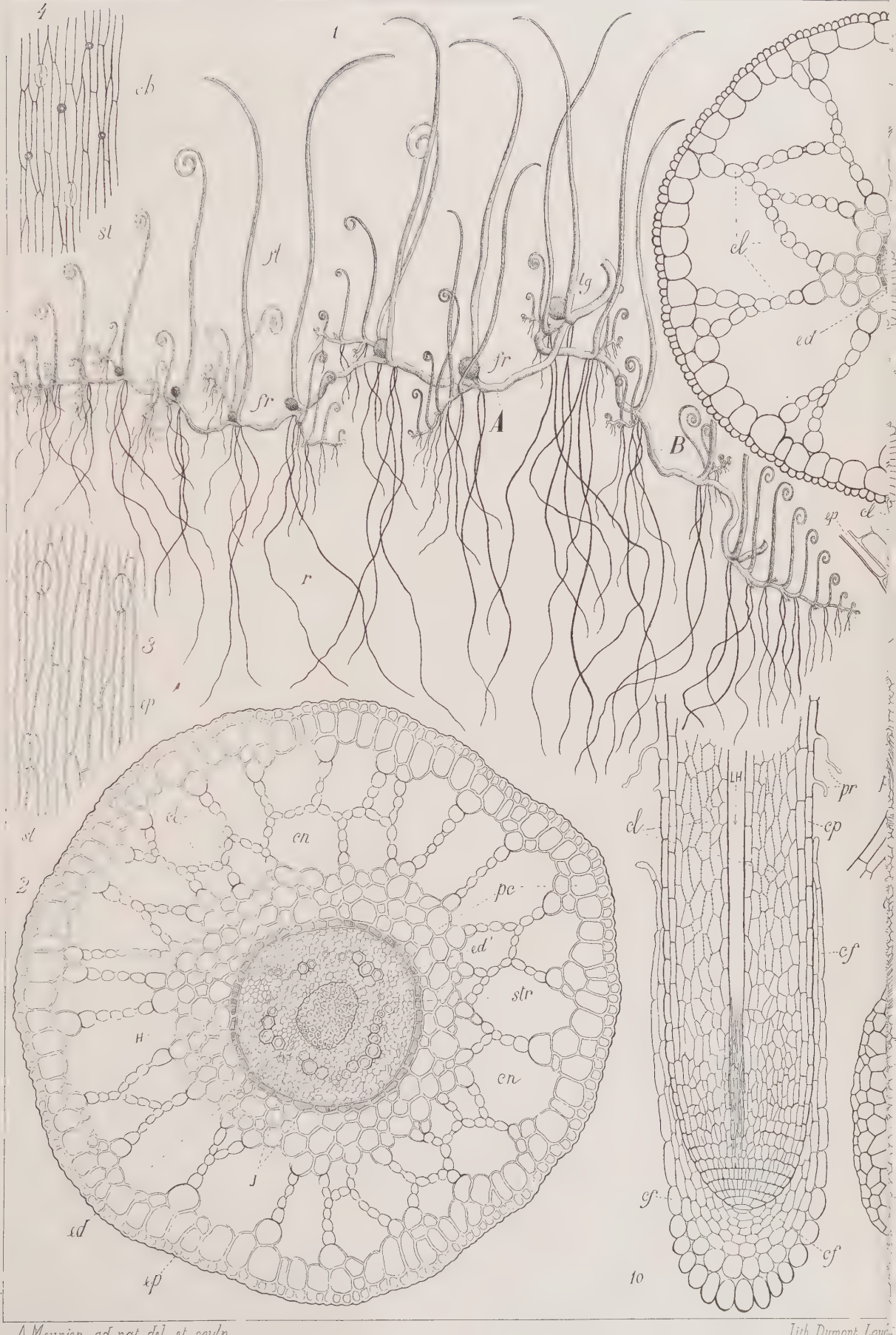
Genèse et Développement

DU SPOROCARPE ET DE SON CONTENU : LES SPORANGES ET LES SPORES.

Préliminaires 353
I. ORGANES VÉGÉTATIFS 353
II. APPAREIL FRUCTIFÈRE 356
A. Genèse 356
B. Période embryonnaire 358
C. Développement ultérieur. 363

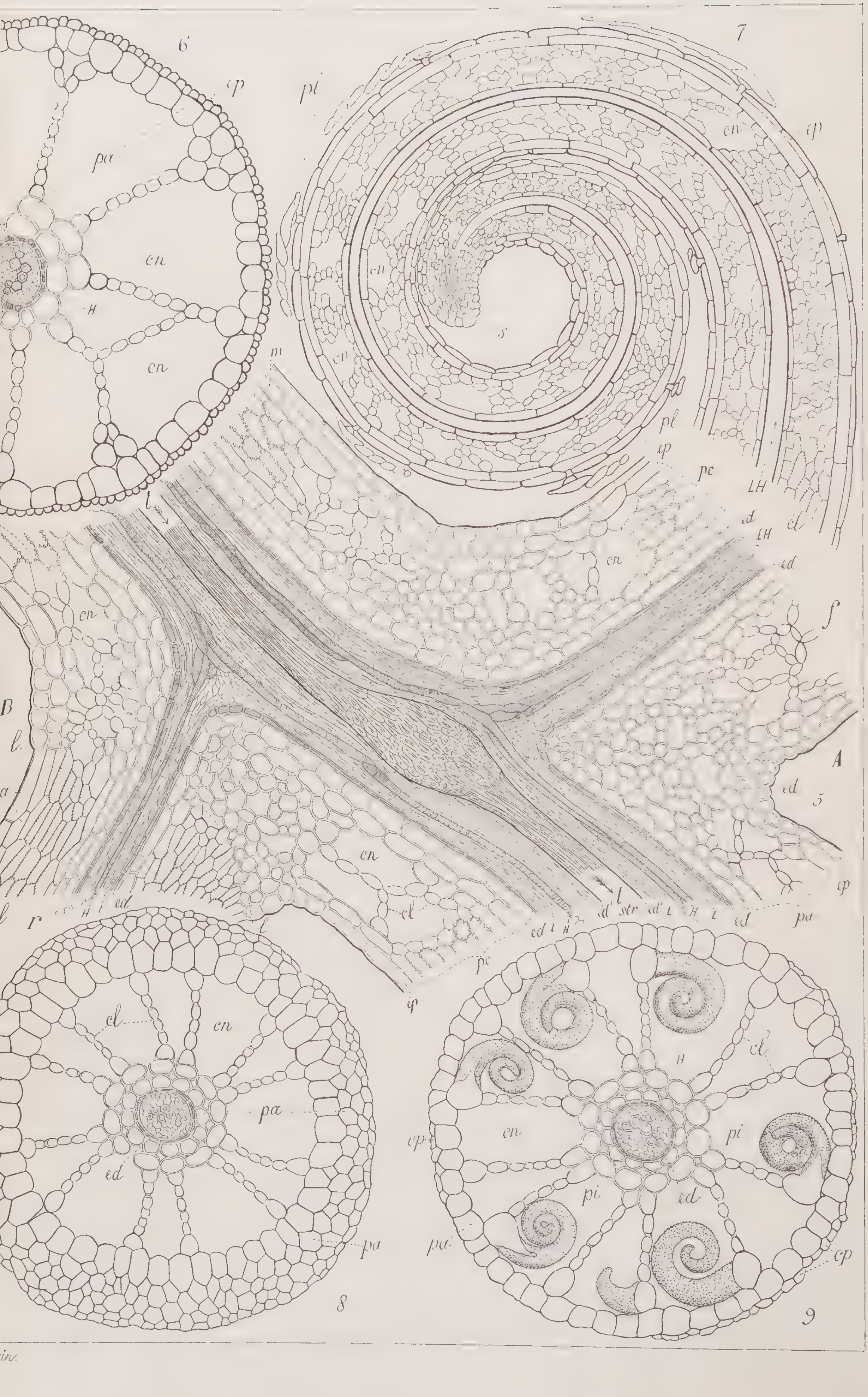
1° **La Capsule** 364
a. Différentiation des tissus 364
I. L'épiderme et ses dépendances 364
II—III. Les deux zones de cellules prismatiques 367
IV. La couche amylacée et les tissus conducteurs 369
V. Le parenchyme central 370
b. Modifications dans la forme générale de l'organe . . . 370
2° **Les Sporanges** 373
I. Les sporanges jusqu'après la division tétraédrique des cellules-mères des spores 373
II. Les microsporanges 377
III. Les macrosporanges 382
Explication des figures 389
Table des matières 399

Planche I



A. Meunier ad nat. del. et sculp

Lith. Dumont, Louv.



in.

Planche II

A. Meunier ad nat. del. et sculp.

15
LH
sp3
pt
o
cs
pl
I
II
III
IV
V
ch
20
21
26
19
st
18
29
cn
sl
11
17
28
27
a
b
c
d

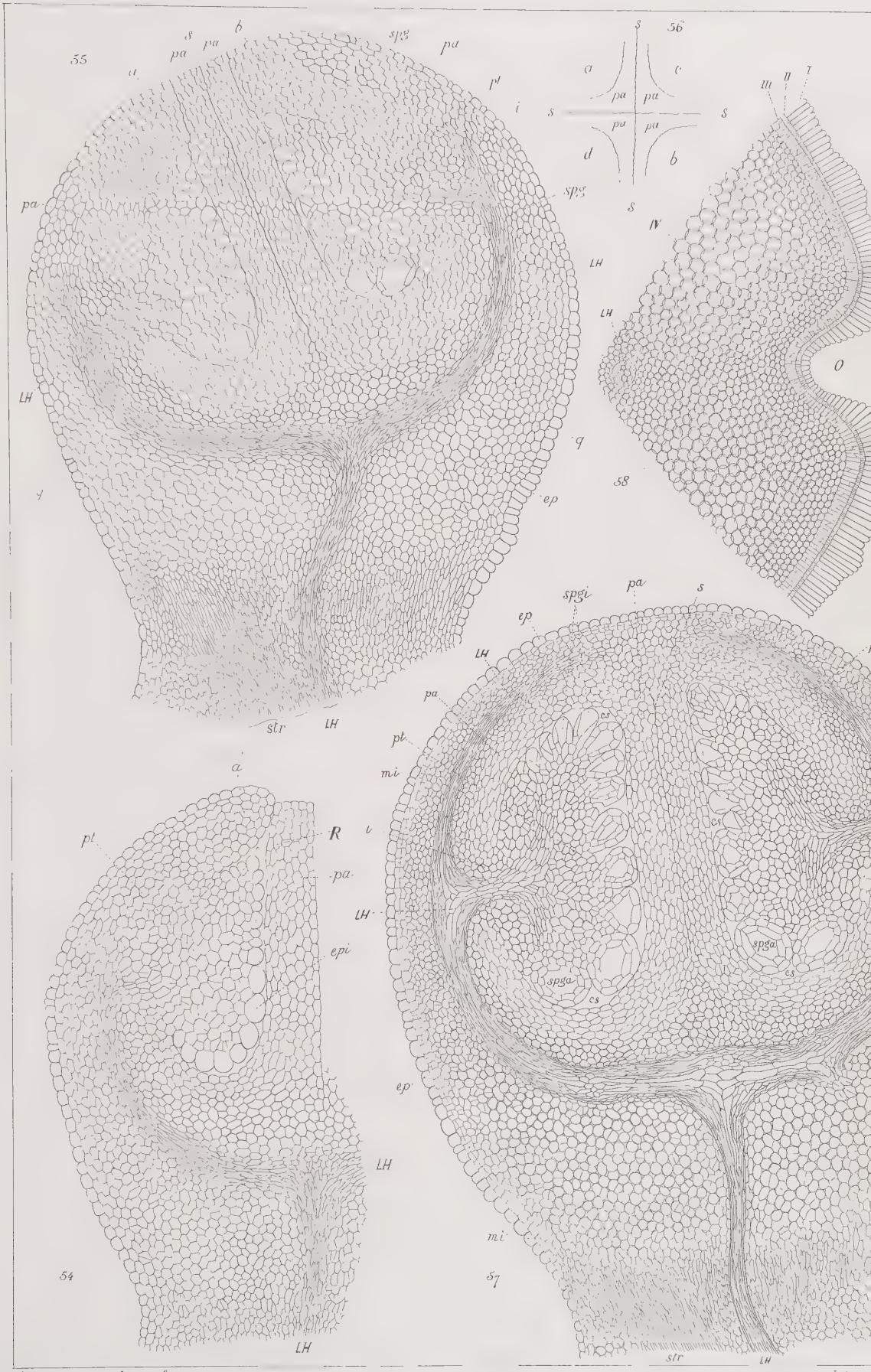
Planche III

A. Meunier ad. nat. del. et sculp.

Lith. Dumoa

41
46
47
49
50
51
52
53
pl
pa
LH
str
epi

Planche IV

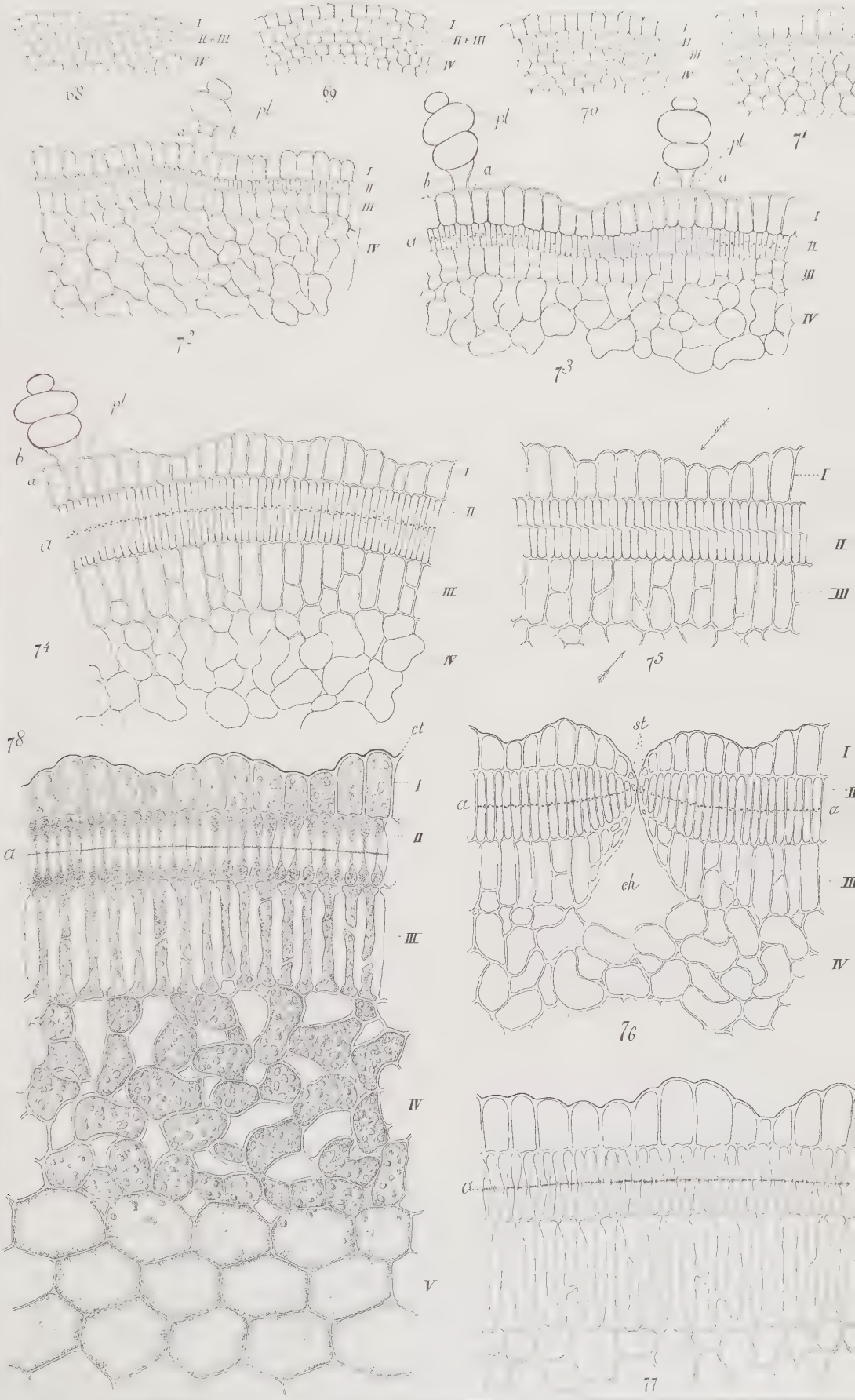


A.Meunier ad nat. del. et sculp.

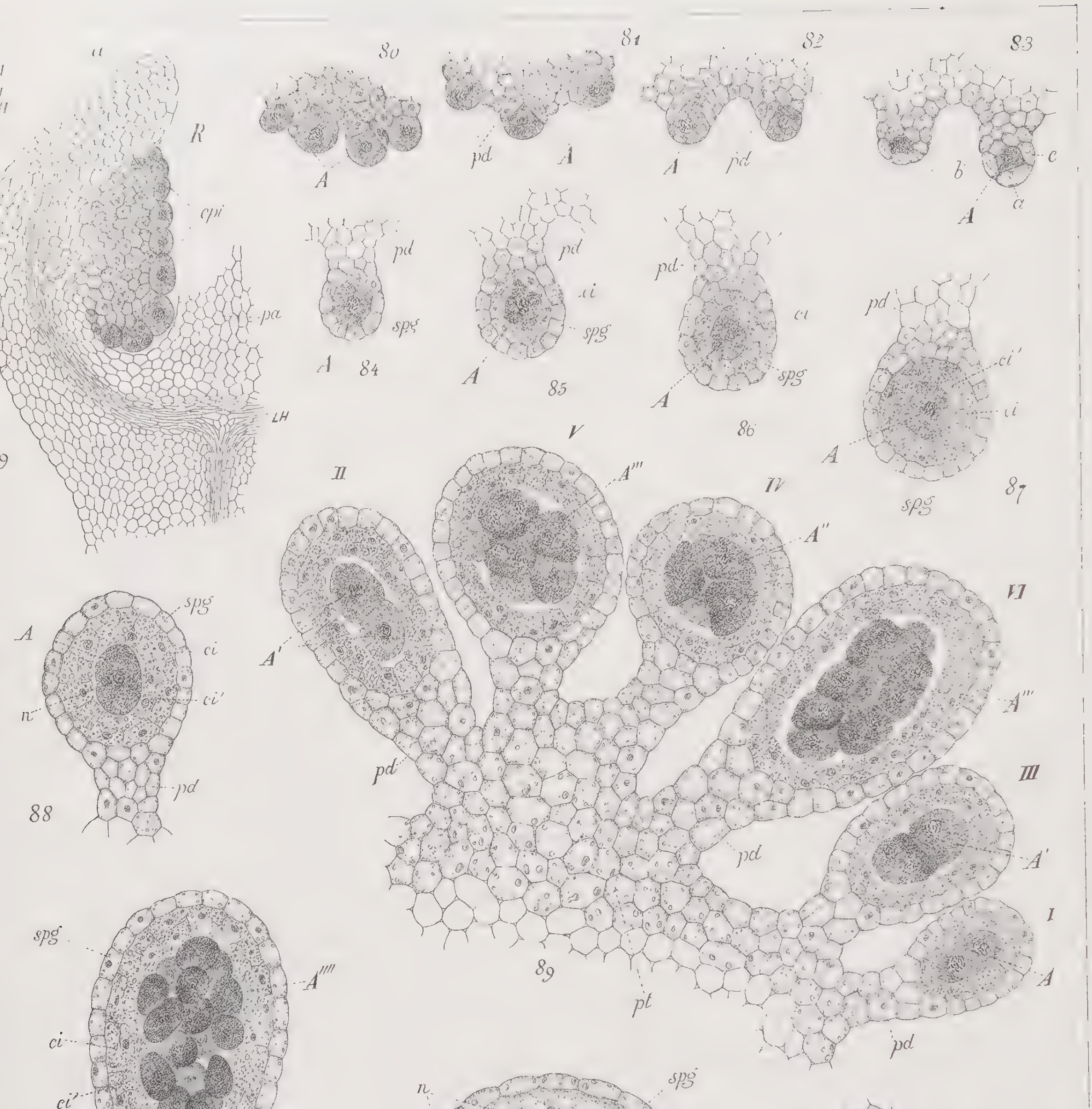
Lith. Du

Louvain

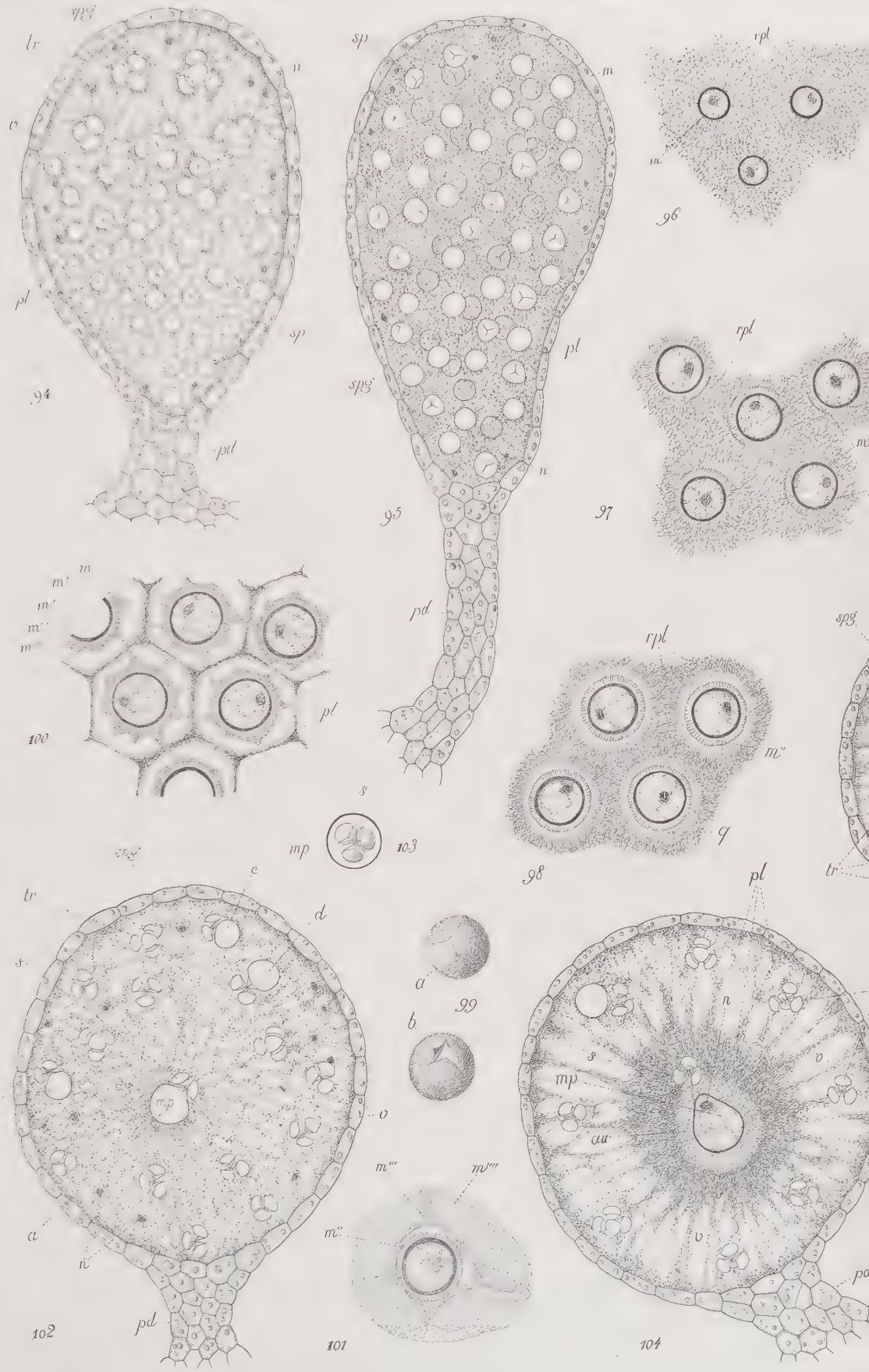
Planche V



A. Meunier ad nat del. et sculp.

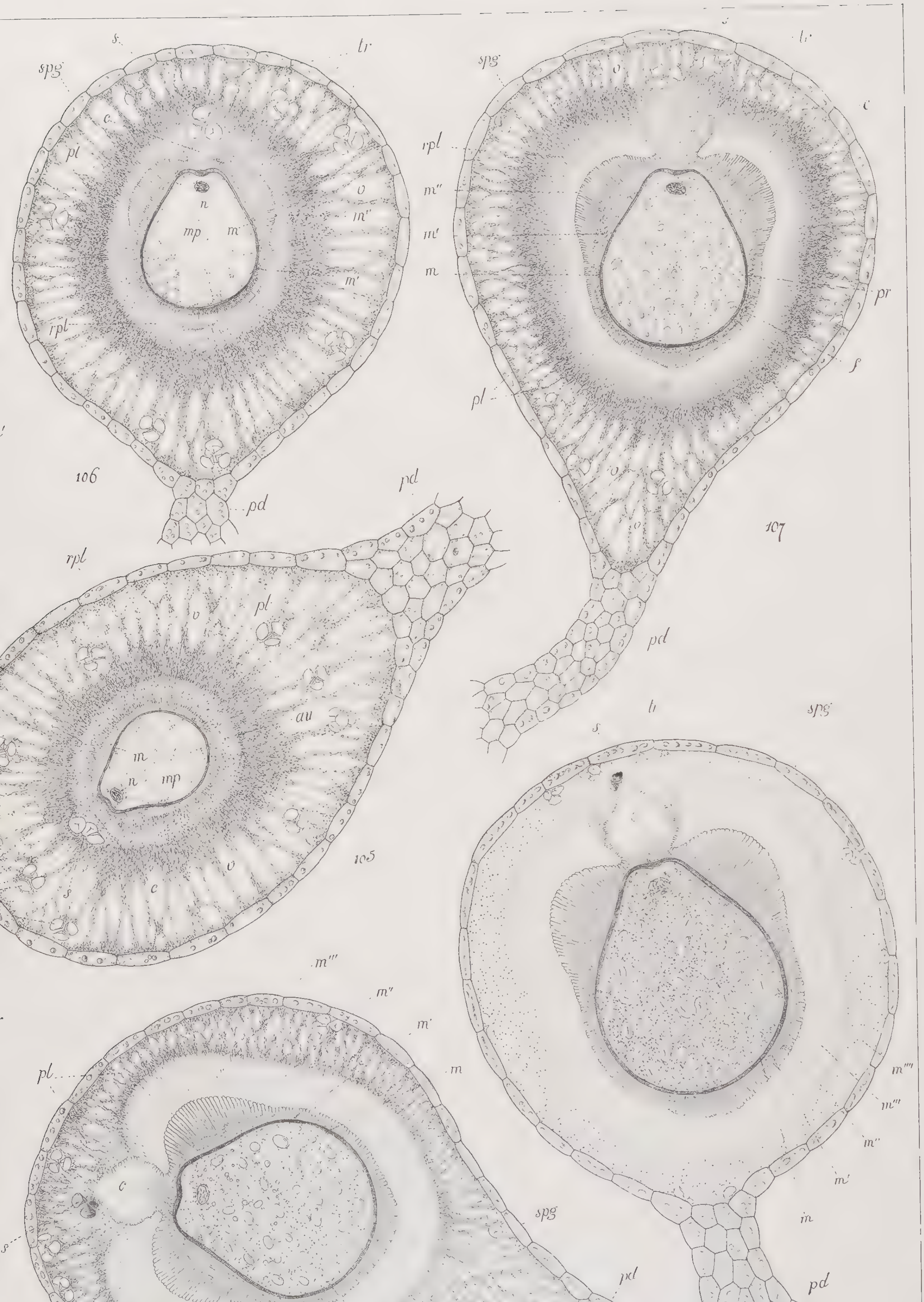

80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
93
A
A'
A''
A'''
A''''
pd
spg
ci
ci'
cpi
pa
LH
pl
pt
n
v
b
c
a
R
I
II
III
IV
V
VI

owain.



A. Meunier ad nat. del. et sculp.

Lith Du



Louvain

LA MEMBRANE

des cellules du corps muqueux de Malpighi

PAR

MANILLE IDE

ÉTUDIANT EN MÉDECINE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 1^{r} *Mai* 1888.*)*

LA MEMBRANE

DES CELLULES DU CORPS MUQUEUX DE MALPIGHI.

Nous avons étudié un détail de la structure du tissu épithélial : la striation scalariforme qu'on remarque à la limite des cellules, surtout dans le corps muqueux de MALPIGHI, et qui est connue sous les divers noms de dentelures, ponts intercellulaires, Intercellularbrücken, fibres unitives, etc.

Ce détail avait été observé depuis longtemps sur des tissus pathologiques, sur les papillomes et les cancroïdes, par exemple.

L'histologie normale en prit possession en 1863, quand SCHRÖN en vérifia l'existence sur divers épithéliums normaux; ce savant observateur, en face de stries parallèles au rayon de la cellule, crut en effet y trouver l'analogue des canaux que présentent les cellules scléreuses du règne végétal.

Après SCHRÖN, la plupart des histologistes qui étudièrent la structure fine du tissu épithélial, signalèrent l'existence de la striation des espaces intercellulaires dans l'épithélium de leur choix.

APERÇU HISTORIQUE.

Nous allons exposer très brièvement les principales données que nous avons recueillies sur les ponts intercellulaires en compulsant les multiples travaux qui traitent des épithéliums à des points de vue divers.

Nous suivrons dans ce rapide aperçu l'ordre chronologique.

L'année qui suivit la publication du travail de SCHRÖN (1), déjà, MAX SCHULTZE (2), tout en vérifiant dans les coupes l'existence des stries, constata que les cellules dissociées présentent des dentelures; dès lors l'hypothèse des canaux ne contenant que du liquide, telle que SCHRÖN l'avait émise, devenait insoutenable. SCHULTZE y substitua celle des engrenages : d'après lui, les cellules s'ajusteraient par leurs bords différemment découpés, pour donner de la solidité au tissu.

La même année Bizzozero (3) signala ces dentelures sur des cellules cornées pathologiques.

En 1867, F. Eilhard Schultze (4) confirma l'existence des stries sur les multiples tissus épithéliaux qu'il examina; il se rallie quant à l'interprétation à l'hypothèse de Max Schultze.

Cependant, dès 1869, Renaut (5) expose l'idée de la soudure des dents par leurs pointes, mais il ne s'apesantit pas sur ce détail.

En 1871, G. Bizzozero (6) prouva l'existence d'espaces intercellulaires : ce qui lui fit considérer ce même mode de soudure comme probable.

En 1873, Lott (7) conçut l'idée que les dents pourraient bien se souder par leurs faces latérales; ce n'était là qu'une légère modification apportée à l'opinion de Bizzozero.

Heitzmann (9), en 1873, émit son hypothèse sur les communications protoplasmatiques qui existeraient entre toutes les cellules d'un animal.

D'après lui, les dents des cellules épithéliales ne sont que des prolongements protoplasmatiques qui vont se rencontrer dans la substance cimentaire.

Unna (10) vérifia l'existence des stries de Schrön chez l'embryon.

Key et Retzius (11) prouvèrent l'existence d'espaces intercellulaires en recourant aux injections.

Leydig (12), en 1876, reconnaît bien la striation du contour cellulaire dans les épithéliums des batraciens, mais il opine encore pour l'engrenage.

Enfin Ranvier dans son traité d'Histologie, dont il commença la publication en 1875, donne de belles figures, montrant avec évidence des espaces intercellulaires traversés par des filaments ininterrompus d'une cellule à l'autre. Pour lui, les dents n'ont pas besoin de soudures; elles ne sont elles-mêmes que des lambeaux de filaments primitivement ininterrompus et qui ont été brisés par les réactifs.

En 1879, il ajoute les explications suivantes. Ces filaments servent à relier les cellules; quand ils sont courts, ils portent un nodule sur leur partie médiane; quand ils sont longs, et qu'ils relient les cellules à une distance relativement grande, ils ne montrent plus trace de nodule. Il est donc probable, conclut-il, que le nodule est un corps élastique servant à permettre l'écartement des cellules.

En 1880, Louis Elsberg (15), étudiant un papillome du larynx, y remarqua également des nodules sur le milieu des ponts de protoplasme. Profondément imbu des idées de Heitzmann, il crut les voir grandir, se fusionner, croître encore et finir par former une cellule nouvelle; comme

si la substance vivante s'écoulait par les ponts rompus et venait y former un îlot vivant intermédiaire.

En même temps Frommann (17) crut voir à l'intérieur de certaines cellules de la grenouille une structure régulière, qui indiquerait l'existence d'un réticulum à mailles correspondant aux ponts.

La même année 1880, Pfitzner (16) constate l'existence des ponts sur des objets vivants, et sans employer de réactifs.

En 1882, Flemming (19) admet l'hypothèse de Heitzmann comme possible dans les cellules épithéliales. Cependant il croit pouvoir douter du fait signalé par Frommann, après avoir examiné sur la larve de la salamandre les cellules homologues de celles que Frommann avait étudiées. Il remarque que la structure régulière de ces cellules n'existe qu'à la périphérie, tandis que la partie interne en est finement granuleuse.

Ranvier, en 1882 (18), admet sans restriction l'hypothèse des anastomoses protoplasmatiques, et il précise ainsi sa manière de voir. Au centre du pont la coloration à l'hématoxyline permet de distinguer un filament protoplasmatique qui se continue de part et d'autre à l'intérieur des deux cellules anastomosées. Autour de cet axe fibrillaire existe une gaîne cylindrique d'enchylème; grâce à cette gaîne, le diamètre du pont équivaut à deux fois celui des filaments protoplasmatiques.

Heitzmann (20), dans son grand ouvrage publié en 1883, développe sa théorie des communications cellulaires.

Le schéma qu'il donne du tissu épithélial ferait croire que le pont est constitué par une simple trabécule du réticulum protoplasmatique, passant à travers l'espace intercellulaire. Il affirme d'ailleurs l'existence de ponts sur tous les endothéliums et tous les épithéliums.

La même année (25), il décrit une structure semblable dans les cellules du cristallin.

L'hypothèse de Sheridan-Delepine (21), qui fut émise également en 1883, se range à côté de celle de Heitzmann; mais elle va plus loin, elle recherche la genèse des ponts. Le fuseau caryocinétique se conserve intégralement à l'état adulte, et les ponts ne sont que les portions de ces filaments comprises dans l'espace que les cellules laissent entre elles en s'écartant plus tard.

Bizzozero, en 1884 (22), étudie les dentelures de certaines cellules cornées normales.

Mitrophanow (23) recherche la genèse des ponts chez les batraciens. A l'origine, les deux cellules-filles lui semblent confondues; puis les espaces intercellulaires apparaissent, laissant entre eux des fils de communication qui sont les ponts. Il existe peut-être des ponts lamelleux, au moins chez les batraciens. En ce qui concerne leur signification, il se range du côté de Heitzmann.

En 1885, Bizzozero (26) signale les dentelures sur les cellules plates de la bouche.

La même année Renaut (27) soutient une théorie toute neuve, en se basant sur l'étude du sabot du veau embryonnaire. Il distingue dans les cellules une zone endoplastique et une zone exoplastique. Dans la zone exoplastique il voit des fibrilles longues, raides, sans division ni anastomoses, passant de la zone exoplastique d'une cellule à celle de l'autre, et formant ainsi les ponts au niveau de l'espace intercellulaire. Il étend cette interprétation à tous les ponts épithéliaux.

En 1886, Ramon y cajal (28) repousse d'abord l'existence d'engrenages sur l'épithélium antérieur de la cornée, et décrit ensuite d'autres cellules épithéliales, particulièrement celles d'un épithélioma. Il y trouve de grands ponts, qui restent toujours homogènes, contrairement à ce qu'avait prétendu Ranvier, et qui ont une réfringence différente de celle de l'enchylème cellulaire. De plus il signale sur chaque cellule, vue en coupe, une ligne de la même réfringence que les ponts et qui entoure toute la cellule.

En conséquence il modifie l'hypothèse de Ranvier comme il suit : les ponts sont constitués par une trabécule protoplasmatique centrale, une gaîne d'enchylème et, enfin, une membrane qui entoure le pont et qui se continue avec l'enveloppe de la cellule.

Prenant (30), en 1886, en étudiant l'endothélium de la membrane de Descemet, y signale des ponts très variables et très inconstants. Il ne croit pas que les ponts puissent se former, disparaître et se reformer ensuite comme les pseudopodes des amibes.

La même année Guaita (31) publia des photographies des ponts des cellules du cristallin, et Kultschitzny (32) pensa trouver entre les fibres musculaires lisses l'analogue des ponts épithéliaux.

Pour être complet, ajoutons que Renaut (33) soutient encore, en 1887, l'hypothèse qu'il a émise en 1885.

Résumé. — État de la question.

Des données contenues dans ce court aperçu il ressort que le détail dont nous parlons a reçu successivement trois interprétations très diverses.

1° La première fut celle de Schrön qui assimila les ponts aux canaux des cellules scléreuses des végétaux. Cette théorie tomba dans l'oubli aussitôt après la découverte des dentelures sur les cellules.

2° La seconde fut celle de Max Schultze, qui en signalant les dentelures, posa l'hypothèse des engrenages cellulaires. Cette hypothèse resta classique pendant une dizaine d'années.

3° Néanmoins une troisième interprétation ne tarda pas à surgir : celle des filaments ou des ponts intercellulaires. Toutefois l'ancienne hypothèse des dentelures engrenées ne fut pas abandonnée sur-le-champ, et l'empire de cette idée préconçue se révèle encore dans les travaux des premiers auteurs qui admirent les ponts (Renaut (5), Bizzozero (6), Lott (7), Heitzmann (9)). Ainsi, ils s'opiniâtrent à étudier le mode de soudure des prétendues dents qui, en s'unissant de cellule à cellule, constitueraient les ponts. Après Ranvier plus personne ne parla de l'engrenage ni des points de soudure des dentelures.

Mais ces filaments, dont l'existence est désormais bien établie, que représentent-ils? quelle est leur valeur cytologique?

Il s'en faut de beaucoup que tous les auteurs se soient posé cette question; cependant l'étude attentive de leurs travaux permet de reconnaître leur pensée.

Pour Heitzmann les ponts ne sont autres que des trabécules du réticulum général, chargé d'établir la communication entre toutes les cellules du corps.

Pour Sheridan-Delepine les ponts, si nous comprenons bien son texte, ont la même valeur que pour Heitzmann; ce sont des trabécules aussi, mais des trabécules dérivant du fuseau caryocinétique.

Ranvier et Ramon y Cajal regardent les ponts comme de véritables bras protoplasmatiques. Les cellules à ponts sont donc des cellules ramifiées, étoilées, qui s'anastomosent entre elles.

Pour Renaut, au contraire, les cellules sont globuleuses, mais elles sont réunies par des productions solides spéciales, les fibres unitives. Les ponts seraient donc des filaments tout particuliers, des productions possédant une valeur morphologique propre et bien déterminée, et non des trabécules du réticulum protoplasmatique, dont cet auteur ne fait du reste aucune mention.

En résumé, en ne tenant compte que des résultats publiés, on peut, nous semble-t-il, formuler de la manière suivante l'état actuel de la question des ponts intercelluraires.

Il est acquis que beaucoup de cellules épithéliales, séparées par des espaces intercellulaires, sont réunies par des filaments formés d'une substance protéique, qui traversent ces espaces.

La structure de ces ponts, étudiée surtout par Ranvier et Ramon y Cajal, exige de nouvelles recherches, car ces savants ne sont point en accord parfait.

Leur genèse, dont se sont spécialement occupés Sheridan-Delepine et Mitrophanow réclame aussi de plus amples investigations.

Mais une autre question plus importante, et dont la solution embrasse les deux points précédents, se pose surtout au cytologiste :

Les ponts appartiennent-ils au protoplasme, ou bien ne sont-ils qu'une dépendance de la membrane cellulaire?

C'est à cette question que nous nous efforcerons de répondre en présentant au lecteur le fruit des recherches que nous avons poursuivies à l'institut cytologique de l'Université de Louvain, sous la direction de MMrs les professeurs Carnoy et Gilson. Sans l'appui de nos maîtres nous ne nous fussions point hasardé dans la voie de ces difficiles investigations, et c'est grâce à la bienveillance éclairée de leurs conseils que nous avons pu mener notre travail à bonne fin.

Nous sommes heureux de pouvoir leur rendre ici l'hommage public de notre reconnaissance.

CHOIX DE L'OBJET.

L'étude du corps muqueux de Malpighi, sur la peau normale et adulte, n'est pas des plus aisées; tout le monde l'a expérimenté. La couche sous-jacente se détache facilement de l'épiderme et, dans la peau, la consistance de la couche cornée vient doubler les difficultés; en outre, les cellules y sont de petite dimension.

Les tissus pathologiques sont plus faciles à traiter, mais nous avons résolu de nous en tenir aux objets normaux.

Après de longs tâtonnements, nous avons rencontré heureusement des objets très favorables à l'étude.

Ce sont les épithéliums embryonnaires des téguments et des voies digestives, arrivés à un certain âge.

Les cellules du corps muqueux de Malpighi y possèdent une netteté de structure vraiment idéale.

Nous avons étudié surtout les lames du feuillet du veau embryonnaire, âgé de 3 à 6 mois.

La confection des coupes y est facile; le corps muqueux lui-même présente un grand nombre de couches, et les cellules, très volumineuses et gorgées de glycogène, s'y présentent à tous les stades de leur évolution.

MÉTHODES.

Nous avons employé deux méthodes : la *dissociation* et les *coupes*.

A. *Dissociation*.

L'alcool au tiers nous a rendu beaucoup de services. Cependant nous avons utilisé aussi le sérum iodé; ce réactif colore le protoplasme et les membranes en jaune, et imprime au contenu des cellules la couleur brune violacée caractéristique du glycogène. Après quelque temps de séjour dans la solution conservatrice glycérinée, cette dernière coloration disparaît, et l'on peut alors étudier avec plus de facilité les détails de la membrane. D'ailleurs la décoloration complète ne tarde pas à survenir, à moins que l'on n'ait pris soin d'ajouter un peu d'iode au liquide conservateur.

B. *Coupes*.

Les pièces destinées à être débitées en coupes ont été fixées de différentes façons; nous avons à dessein varié nos réactifs.

Le bichromate de potassium et la solution de Perenyi (1) nous ont bien servi. Nous donnons la préférence à cette dernière solution. Son emploi est expéditif et, grâce au sel de chrome qu'elle contient, elle dispose favorablement les tissus, aussi bien que le bichromate, à la coloration par l'hématoxyline, coloration qui est très précieuse pour notre étude.

La solution de Gilson montre aussi très nettement les détails que nous avons observés. Nous l'avons employée comme méthode de contrôle; car elle constitue un fixateur bien plus fidèle et plus délicat que les sels de chrome; mais l'usage de ces derniers demande moins de précautions pour empêcher les objets de devenir cassants.

(1) Voir le Traité de Technique microscopique de Bolles-lee.

Le chlorure d'or et le nitrate d'argent que nous avons appliqués aussi ne nous ont pas donné de résultats particuliers.

Nous avons enrobé le plus souvent à la paraffine. Cependant, toujours dans un but de contrôle, nous avons aussi fait usage du collodion. Les coupes sont dans ce cas plus épaisses, mais on y trouve toujours des lambeaux très fins.

3° Les colorants que nous avons appliqués sont nombreux. Les divers carmins nous ont peu servi. Leur usage est plus profitable à l'étude histologique qu'à l'étude cellulaire des téguments. L'éosine, la safranine, le brun Bismarck donnent des résultats médiocres.

L'iode dissout dans l'iodure potassique est un excellent colorant, ainsi que l'ont fait remarquer plusieurs observateurs des ponts intercellulaires. Il colore toujours très nettement, mais d'une teinte qui absorbe peu de lumière; il a l'avantage de se laisser extraire plus facilement de la masse de glycogène que des ponts; ce qui permet de l'appliquer même aux cellules embryonnaires gorgées de cet hydrate de carbone.

Le bleu de méthylène est un colorant précieux. Dilué il demande au minimum une quinzaine de minutes d'action. Son emploi s'impose chaque fois que les coupes sont forcément un peu épaisses, car il est le meilleur des colorants nets et à faible teinte.

L'hématoxyline sert de colorant à teinte foncée. On ne peut s'en servir quand les coupes ne sont pas fines. Mais il faut y recourir pour analyser un réticulum douteux sur les coupes minces; il présente alors toutes les qualités désirables, surtout après la fixation aux sels de chrome, la meilleure pour notre objet. Nous avons fait sur nos préparations mêmes le mélange de la solution alcoolique d'hématoxyline avec l'eau alunée. La teinte noirçit ultérieurement, comme le dit Bolles-lee; mais ce phénomène rend les images plus nettes encore, puisque la coupe est fine et que le détail à examiner se colore seul.

Il est important de savoir enlever le glycogène, tout en évitant de ratâtiner les cellules. A cette fin, la potasse et l'acide chlorhydrique dilués doivent être écartés; ils ont déjà fort altéré la cellule alors qu'il y reste encore beaucoup de glycogène. L'acide sulfurique assez concentré, 20 à 40 %, à froid, pendant 24 heures, le ferment de la salive en 24 heures, la solution pepsinique avec l'acide chlorhydrique à 2 ‰, aussi pendant 24 heures, nous ont bien réussi.

Nous avons renoncé à l'enlèvement du glycogène avant l'enrobage. Dans tous les essais que nous avons faits, les cellules, sans paraître déformées, étaient complétement serrées les unes contre les autres, et l'espace intercellulaire avait disparu.

Comme liquide conservateur la glycérine benzoatée nous a fidèlement servi (1).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Examinons à un faible grossissement les coupes les plus intéressantes, celles qui proviennent du feuillet de veaux embryonnaires, FIG. 4.

Une lame centrale de tissu conjonctif en évolution sert de base à un épithélium qui en recouvre le bord libre et les deux faces. Toutes les cellules épithéliales sont gorgées de glycogène; elles sont grandes, nombreuses et très claires; une grosse ligne réfringente les limite nettement. Elles n'ont subi ni traction, ni pression exagérée en aucun sens; on les voit souvent, surtout au bord libre, bien régulières et presque arrondies. Leur ensemble constitue un corps muqueux de MALPIGHI dans toute sa richesse.

A l'aide d'une forte lentille, les plus belles d'entre ces cellules, FIG. 5, paraissent à peu près vides; le noyau arrondi et toujours unique est rejeté assez généralement vers la surface de l'épithélium. Les contours qui se présentaient tantôt comme des lignes réfringentes, se laissent analyser maintenant avec une netteté incomparable. Arrêtons-nous un instant, nous sommes au cœur de notre étude.

Chaque cellule paraît entourée d'une ligne circulaire à double contour. Entre les cellules existe un espace à travers lequel on voit passer les ponts qui relient perpendiculairement les lignes circulaires. Cet aspect est celui que signale et dessine RAMON Y CAJAL (28) dans les cellules d'un épithélioma.

Étudions d'abord les lignes parallèles au rayon de la cellule, lignes qu'on a appelées ponts intercellulaires et qui sont connues depuis longtemps, comme nous l'avons vu. Nous conservons pour les désigner le mot pont, parce que ce terme est le plus employé et qu'il prête le moins à confusion.

Dans les épithéliums ces ponts nous ont présenté peu de variété. Ils conservent en général entre eux une distance proportionnée à leur propre taille : les plus longs sont aussi les plus distants. Ils sont d'une régularité

(1) Pour la formule de cette liqueur, voir G. GILSON : *Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes*. La Cellule, t. II, 1ʳ fascicule, p. 87.

frappante sur tout le pourtour des cellules vues en coupe optique. Nous n'y avons jamais vu trace d'interruption, ni de points de soudure. Jamais non plus nous n'avons pu y saisir un nodule ou renflement médian. Au contraire la partie moyenne est ordinairement la plus mince, et les extrémités se dilatent en piédestal pour s'unir à la membrane.

Il arrive que les ponts présentent dans l'espace intercellulaire une direction oblique et non radiale; cela s'observe ordinairement sur tous les ponts d'un même bord; ce qui ferait croire à un déplacement mécanique de l'une des cellules soit pendant la préparation, soit plutôt pendant le développement du tissu.

Quant à l'homogénéité de ces ponts, impossible de la surprendre en défaut. Qu'on les ait colorés ou non, on n'y peut soupçonner que des bâtonnets sans structure interne. Leur réfringence, qui permet de les voir dans les liquides les plus divers, et qui est tout autre que celle de l'enchylème (Ramon y Cajal (28)), se maintient identique d'un bout du pont à l'autre et sur toute son épaisseur. L'iode, le bleu de méthylène, l'hématoxyline n'ont jamais modifié cet aspect. Nous avons beaucoup employé l'hématoxyline alunée; jamais nous n'avons eu, comme Ranvier, la chance de pouvoir distinguer un axe et une gaîne; les ponts présentent une régularité et une homogénéité aussi parfaites que possible.

En même temps que les ponts, on voit une ligne circulaire reliant toutes leurs extrémités. Elle est bien là cette ligne, telle que Ramon y Cajal la dessine pour les cellules d'un épithélioma. Nous l'avons retrouvée constamment et partout où les ponts se voient nettement, et cette ligne circulaire présente identiquement l'aspect et la réfringence des ponts eux-mêmes, ainsi que Ramon y Cajal l'a déjà fait observer. Elle se comporte exactement de la même manière sous l'action des matières colorantes, des liquides digestifs, des acides et des alcalis, de tous les réactifs enfin dont l'action a pu être vérifiée.

Jusqu'ici nous avons étudié le contour de la cellule vue en coupe seulement. Voyons ce que nous enseigne la mise au point de la surface supérieure.

Au premier coup d'œil on voit apparaître sur ces belles cellules embryonnaires un détail qui n'a pas encore été signalé, une membrane réticulée de toute beauté, à mailles larges, à trabécules continues et sans interruption.

Lorsqu'on remonte le tube du microscope muni des plus forts objectifs, le réseau disparaît, et les ponts surgissent en coupe optique,

comme de gros points brillants, qui naissent au niveau des mailles de la membrane et qui vont se perdre dans la membrane voisine supérieure. En abaissant et en relevant successivement le tube, on s'assure que ce réticulum enveloppe uniformément toute la cellule, et qu'il coïncide avec la ligne circulaire à laquelle les ponts viennent aboutir perpendiculairement.

Appliquons sur la coupe une matière colorante; par exemple, faisons sur les préparations mêmes le mélange de l'eau alunée avec l'hématoxyline alcoolique. Les filaments prennent alors une coloration violette presque noire; les mailles restent blanches, les ponts et la ligne circulaire prennent la même teinte que les trabécules de la membrane. Cette méthode fait disparaître les jeux de lumière, qui gênent l'observateur, surtout quand les mailles sont étroites et que le réticulum est serré.

Si l'on examine ces cellules après dissociation, on constate avec la même évidence l'existence de ce réticulum. C'est ce que montrent les FIG. **12**, **13**, **14** et **15**. Chacune d'elles est enveloppée de ce même réseau d'où partaient les ponts de la FIG. **5**, les dentelures plus ou moins longues qui s'en détachent sont les débris des ponts.

L'existence de ce réseau à la périphérie de chaque cellule est donc hors de doute.

Les auteurs, comme nous l'avons dit, n'en ont jamais fait mention. FLEMMING seul parle d'une apparence réticulée que présenterait parfois la surface des cellules dans la salamandre. Mais il explique cette apparence par la vue de ponts lamelleux en section optique. Son explication nous étonne d'autant plus que ses dessins sont bien près de représenter un réticulum interrompu (1).

Ce réticulum n'ayant pas encore été étudié mérite une description détaillée.

Les filaments qui forment le réseau présentent un aspect identique à celui des ponts. Comme ces derniers, ils sont homogènes et fort réfringents. Sous l'action des matières colorantes : bleu de méthylène, hématoxyline, iode, etc., ils prennent la même teinte que les ponts, et sont homogènes comme eux; ils ont aussi le même diamètre. Leurs points d'entrecroisement sont en général sensiblement épaissis. Nous avons déjà vu que c'est de ces points nodaux que surgissent les ponts et que ceux-ci présentent de semblables épaississements à leurs points d'insertion. Ajoutons que les trabécules se

(1) W. FLEMMING : Zells. Kern. u. Zellth., p. 54, FIG B, et Taf. II, FIG. 19, *i*.

comportent exactement comme les ponts sous l'action des acides, des bases et des solutions digestives.

Quant aux mailles, leur forme est variable; ce sont le plus souvent des polygones irréguliers, à angles plus ou moins arrondis. Leur grandeur n'est pas moins variable; elle est toujours en rapport avec l'écartement des ponts. D'une manière générale, on peut dire aussi qu'elles sont d'autant plus larges que leur cellule est plus âgée. Nous reviendrons sur ce point en étudiant l'évolution des éléments, et nous verrons également que les mailles peuvent se briser et le réticulum devenir interrompu, FIG. **14**, **15** et **19**.

Le plus souvent la disposition des mailles ne présente rien de spécial. Mais d'autres fois elles se disposent en séries et, dans ce cas, certaines trabécules placées bout à bout se fortifient et s'alignent de manière à former des côtes plus ou moins longues. La surface de la cellule paraît alors porter des stries, réunies entre elles par des anastomoses transversales et obliques plus fines, FIG. **12**.

II. Comme nous l'avons dit, le feuillet embryonnaire du veau a fait l'objet principal de nos recherches. Cependant nous avons eu l'occasion de vérifier la même structure de la membrane cellulaire dans maint autre épithélium; tels sont : ceux du bonnet et de la panse, à l'état embryonnaire, l'épiderme embryonnaire du veau, l'épiderme labial d'un enfant nouveau-né, les cellules de la bouche d'un adulte, celles des villosités de l'amnios et du sabot du veau à l'état embryonnaire.

1° La panse et le bonnet des mêmes embryons ne nous ont point fourni de remarque particulière. Leurs cellules présentent exactement le même aspect que celle du feuillet.

2° Nous avons tenu à rechercher dans le corps muqueux de la peau les détails que nous avons décrits dans l'épithélium digestif; parce que c'est l'objet qui est le plus souvent cité par les histologistes comme étant le tissu classique des cellules dentelées. Nous avons pu y vérifier l'existence des mêmes détails : là aussi les cellules sont entourées d'une enveloppe réticulée et unies par des ponts qui sont de simples dépendances de la membrane.

La FIG. **17** est un remarquable exemple de cellule du corps muqueux chez l'embryon de veau. On a ajouté au dessin les membranes appartenant aux cellules voisines, afin de montrer l'écartement considérable de ces membranes et la longueur remarquable des ponts. On y distingue, en *O*,

des dilatations de l'espace séparant les ponts, vues d'une part en coupe et d'autre part en surface. Sans aucun doute, les cellules mentionnées possèdent la même structure que celles du feuillet.

Les FIG. **18** et **23** démontrent le même fait; elles appartiennent à un embryon humain arrivé à terme.

Quant à la FIG. **19**, elle reproduit une grande cellule de l'épithélium buccal de l'homme adulte. Elle a été obtenue par le raclage de la face interne de la joue, à la suite d'autres raclages qui en avaient enlevé les couches périphériques. Relativement à la grandeur de la cellule, la membrane réticulée est délicate. Pour devenir visible, elle a exigé à la fois l'application de l'hématoxyline fraîchement préparée (voir méthodes) et l'emploi d'un grossissement plus fort que pour les autres cellules.

3° Nous avons examiné aussi les cellules du sabot à l'état embryonnaire, l'objet préféré de RENAUT. La FIG. **24** représente des cellules prises dans la couche inférieure à celle « où les cellules prennent une forme globuleuse ». Là il n'existe pas de réticulum protoplasmatique à travées fortement organisées, et la structure de la membrane est aussi facile à observer que dans les autres épithéliums embryonnaires. Dans la couche où les cellules sont globuleuses la même membrane existe encore; mais les trabécules du protoplasme interne s'organisent tantôt en réticulum à larges mailles, tantôt en faisceaux de fibres parallèles qui paraissent sans anastomoses et qui ont souvent la même direction dans plusieurs cellules voisines.

4° Les villosités de l'amnios présentent à l'étude un épithélium facile à manier, et intéressant à observer. Le glycogène y est réparti en petites boules, comme dans les cellules du sabot. La membrane cellulaire y est bien distincte, quoique les mailles de son réticulum soient peut-être moins larges que dans le feuillet, FIG. **16**.

Le protoplasme y présente dans les différentes cellules une plus grande variété d'aspect que dans le sabot; à cet égard, il mériterait la préférence sur les autres objets.

Il reste encore une foule d'épithéliums à étudier au point de vue du mode d'union des cellules. Une étude comparative portant sur un grand nombre de types, choisis parmi les tissus d'animaux ou même de végétaux, ne manquerait certes pas d'intérêt. Il entre dans nos intentions de nous consacrer à ce travail.

Pour ne parler que des vertébrés, il n'est pas téméraire de croire dès maintenant que, dans tous les corps muqueux de Malpighi où les ponts sont nettement constitués, on retrouvera la membrane réticulée que nous avons décrite.

Remarque sur le contenu de la cellule.

Un coup d'œil jeté sur les fig. **5, 20, 21, 22**, montre que la constitution interne de nos cellules épithéliales est très variable. Les plus jeunes d'entre elles, celles qui forment la matrice de l'épithélium, possèdent un protoplasme finement granuleux, homogène, dépourvu d'enclaves et de vacuoles. Dans la couche suivante on les voit subir deux modifications : d'abord elles deviennent assez brusquement volumineuses, et en même temps elles se gorgent de vacuoles à contenu brillant, dans lesquelles l'iode décèle la présence d'une forte proportion de glycogène. Dans les couches encore plus externes on voit ces vacuoles confluer entre elles, et former bientôt une seule grande cavité glycogénique refoulant vers l'un des pôles, le plus souvent le pôle externe, le noyau et le restant du protoplasme.

Nous avons observé les mêmes phénomènes dans d'autres épithéliums : ceux de la panse, du bonnet, de la peau. Mais le développement des vacuoles à glycogène ne va pas toujours jusqu'à transformer la cellule en une simple vésicule de glycogène, comme dans le feuillet. Ainsi, dans les villosités de l'amnios et dans le sabot des embryons de veau, les vacuoles sont plus nombreuses et plus petites, et le protoplasme se conserve beaucoup mieux, fig. **24**.

Très souvent le réticulum interne de ces dernières cellules se fortifie beaucoup et organise de très fortes travées. Il est remarquable de voir ces travées s'orienter souvent dans le même sens sur tout un groupe de cellules voisines. Nous n'avons pas représenté ce stade, parce que l'étude de la membrane et des ponts fait seule l'objet de notre mémoire. On peut voir dans cette structure une explication de l'hypothèse de Renaut qui a porté son attention d'une manière spéciale sur le tissu corné du sabot. Les trabécules alignées représentent, sans doute, les fibres de la *couche exoplastique* que cet auteur fait passer d'une cellule à l'autre pour former les ponts.

SIGNIFICATION DE LA COUCHE RÉTICULÉE ET DES PONTS.

Tels sont les faits que nous avons eus sous les yeux.

Le moment est venu de nous demander quelle est la signification cytologique des ponts qui unissent les cellules et de la membrane réticulée qui les enveloppe.

Rappelons que nos prédécesseurs n'ont pas signalé la membrane réticulée qui entoure les cellules.

Quant aux ponts, presque tous les observateurs : Heitzmann, Ranvier, Ramon y Cajal, Mitrophanow, Prenant, Flemming les regardent comme des prolongements des cellules; de sorte que, si nous comprenons bien leur pensée, toutes les cellules de l'épithélium seraient à leur yeux des cellules ramifiées dont les bras multiples se rencontrent et s'anastomosent entre eux.

Pour Renaut, au contraire, ces cellules, également dépourvues de membrane, sont unies entre elles par des fibres particulières, solides et longues qui passent d'une zone exoplastique à l'autre, en formant les ponts au niveau des espaces intercellulaires.

Nos recherches nous ont conduit à une opinion toute différente.

A nos yeux, le système entier des ponts et de la couche réticulée représente tout simplement une membrane cellulaire :

Chaque cellule est enveloppée d'une membrane; cette membrane est réticulée; des points d'entrecroisement de son réticulum partent des trabécules de même nature qui constituent les ponts.

Ceux-ci ne sont donc nullement des bras, des sortes de pseudopodes de la masse du protoplasme, mais des dépendances de la membrane; ils sont en continuité avec elle, et sont formés de la même substance qu'elle.

Les motifs sur lesquels est basée cette manière de voir nous sont fournis à la fois par la *structure* et par la *genèse* de ces productions.

Nous diviserons l'exposé de ces preuves en trois thèses distinctes.

1° *Le réticulum, qui s'aperçoit si nettement à la surface de chaque cellule, appartient à la membrane cellulaire.*

C'est là un point dont on ne peut douter après une étude quelque peu suivie. La ligne continue qui entoure les cellules, signalée déjà par Ramon y Cajal, n'est autre que la coupe optique d'une enveloppe mince, ininterrompue, tapissée par un réticulum.

Il est certaines images qui démontrent péremptoirement l'existence de cette membrane continue : ce sont les lambeaux de membrane entamés par le rasoir, tels qu'en réprésente la FIG. 5. Les matières colorantes permettent de constater que chaque maille de ces lambeaux est fermée par une lamelle; l'espace séparant les trabécules se colore en effet beaucoup plus que le champ du microscope.

Il est impossible, à notre avis, de soutenir que les cellules sont entourées d'un réticulum à jour, emprisonnant la masse protoplasmatique, ou plutôt la boule de glycogène et les restes du protoplasme, dans un véritable filet.

L'existence d'une couche continue et réticulée est un fait d'observation.

Du reste, la structure réticulée de cette membrane enveloppante n'est nullement un fait étrange, une particularité spéciale à ces cellules; de l'avis de ceux qui ont le plus étudié la constitution intime de la cellule, elle représente au contraire la structure typique de la membrane cellulaire.

Le jour n'est peut-être pas éloigné où les cytologistes admettront, avec CARNOY, que les membranes possèdent une structure réticulée aussi bien que le protoplasme dont elles dérivent par simple différentiation. Dans sa *Biologie cellulaire*, le savant de Louvain appuie cette manière de voir par des preuves tirées autant de la genèse des membranes, que de l'analyse de leur structure à l'état adulte. Citons, comme exemples étudiés par lui, l'épithélium de l'intestin du cloporte, l'œuf de la carpe, le grain de pollen de la fritillaire, les macrospores et les microspores de la pilulaire, l'arcelle commune (rhizopode), les infusoires, etc.

Dans toutes ces cellules la membrane possède une structure réticulée; bien plus, chez les infusoires, de chacun des points d'entrecroisement du réseau on voit partir des cils, c'est-à-dire des trabécules dirigées normalement à la surface de la cellule, et qui représentent assez bien les ponts qui s'élèvent des mêmes points sur nos cellules épithéliales.

Loin de nous pourtant la pensée d'attribuer aux ponts la même valeur exactement qu'aux cils vibratils. Un seul trait nous porte à faire ce rapprochement entre les deux sortes de trabécules normales à la surface : c'est que toutes deux partent des points d'entrecroisement des mailles du réseau périphérique.

2° *La structure et les rapports des ponts démontrent qu'ils font partie de la membrane.*

Tout d'abord c'est pour nous un fait d'observation que les ponts ne sont nullement en continuité avec la masse du protoplasme interne, à la manière des bras des vraies cellules ramifiées et des pseudopodes des amibes; il n'y a aucune analogie entre l'aspect de ces dernières formations et nos ponts. Ensuite la nature des ponts s'oppose également à ce rapprochement. Les pseudopodes et les bras protoplasmatiques ont une structure complexe : ils sont réticulés et renferment un enchylème granuleux, comme le protoplasme lui-même; tandis que les ponts paraissent homogènes avec les meilleures lentilles que nous possédions aujourd'hui.

En outre, ces ponts homogènes sont en continuité intime avec la substance même de la membrane périphérique. On s'en assure facilement par l'étude de coupes optiques. Rappelons qu'ils se colorent toujours en même temps qu'elle et de la même manière.

Mais nous avons vu que certains auteurs (Frommann, Heitzmann) regardent les ponts non comme des bras de protoplasme, mais comme de simples trabécules du réticulum plasmatique passant d'une cellule de l'autre.

Constatons d'abord qu'il ne nous a pas été possible d'établir la continuité entre les filaments du réticulum interne et les ponts dans les cellules épithéliales du feuillet. Mais hâtons-nous d'ajouter que nous sommes loin de nier cette continuité dans les objets que les auteurs précités ont eus sous les yeux; nous l'avons constatée nous-même dans les cellules du sabot de l'embryon de veau. Cette continuité ne prouve qu'une chose : c'est que la membrane cellulaire emprunte sa structure réticulée au protoplasme, dont elle n'est qu'une différentiation périphérique, et que ses trabécules peuvent rester en liaison avec celles du protoplasme sous-jacent.

Mais nous allons rencontrer ces divers points en développant la troisième thèse.

3° *La genèse des ponts et des membranes réticulées démontre qu'ils dérivent directement de la membrane primitive.*

Étudions sur notre planche les modifications d'aspect et de structure que présente la membrane cellulaire dans les diverses couches de l'épithélium, depuis la couche-matrice jusqu'aux couches voisines de la surface libre du tissu.

Choisissons la coupe représentée dans la FIG. 5, qui appartient au feuillet d'un embryon de veau de 35 centimètres.

La couche inférieure ou couche-matrice est la portion proliférante des tissus; c'est une simple assise de cellules fonctionnant à la manière des tissus formatifs auxquels les botanistes donnent le nom de méristèmes. En qualité d'éléments jeunes, ces cellules ne présentent aucune différentiation particulière. Leur protoplasme est granuleux, uniforme, dépourvu d'enclaves; leurs noyaux présentent un élément nucléinien bien net, comme toutes les cellules en multiplication; enfin leur membrane est mince comme c'est le cas des cellules jeunes en général.

Néanmoins, malgré sa minceur, cette membrane est loin de présenter un aspect homogène. Avec l'aide de bons objectifs, tels que le 1/12 de ZEISS, ou les objectifs apochromatiques, on reconnaît très-nettement sur des coupes optiques, qu'elle est formée d'une série de points brillants épaissis, alternant avec des portions plus minces. Nous reviendrons plus loin sur ces détails.

Les cellules de la couche suivante changent entièrement d'aspect. Ce sont maintenant des vésicules polyédriques presque vides; en effet à l'état frais elles étaient gorgées de glycogène que nous avons enlevé par l'acide sulfurique. La FIG. 6 représente des cellules de ce genre encore remplies d'une masse de glycogène qui, tout en dilatant fortement les cellules, a rejeté le noyau et les restes du protoplasme à l'un des pôles. Ce noyau et ces débris de protoplasme présentent à peu près le même aspect que dans la couche profonde. Quant à la membrane, elle est restée semblable à ce qu'elle était au stade précédent dans toute la portion qui avoisine la matrice, FIG. 5; mais vers l'extérieur elle s'est modifiée profondément : on la voit manifestement s'ouvrir en deux feuillets demeurant unis par des ponts.

Dans les couches suivantes, formées de cellules plus grandes encore, le clivage s'est produit sur tout le pourtour, et les deux lamelles de division se sont écartées davantage; l'espace intercellulaire s'est donc élargi et les ponts sont maintenant beaucoup plus longs.

Tandis que le clivage s'opérait et que les ponts se montraient, la surface de chaque cellule se couvrait d'un réticulum. On constate avec la plus grande facilité que la grandeur des mailles de ce réticulum est toujours en rapport avec l'écartement des ponts. Dans les stades jeunes, où le clivage est à ses débuts, où les ponts sont courts et rapprochés, les mailles du réticulum périphérique sont très étroites; si étroites parfois qu'il devient impossible d'y reconnaître la structure réticulée : la surface paraît simplement pointillée.

Cependant l'usage de forts grossissements permet ordinairement de résoudre ces champs pointillés en un réticulum bien évident, malgré la petitesse des mailles, FIG. 11. Les cellules plus âgées, possèdent un réticulum à mailles beaucoup plus larges, et sont aussi réunies par des ponts très distancés. Enfin, dans les dernières couches de l'épithélium, les trabécules aussi bien que les ponts finissent par se briser, le réticulum s'interrompt; la cellule est alors près de se détacher pour tomber dans le liquide intestinal, FIG. 14 et 15.

Ainsi la membrane, simple au début, qui entoure les jeunes cellules se clive plus tard en deux feuillets réticulés, c'est-à-dire en deux membranes véritables. Ce fait est très important; il constitue le meilleur argument en faveur de notre thèse : *l'enveloppe réticulée et les ponts appartiennent à la membrane cellulaire*. Les ponts doivent leur origine à la membrane primitive; ce sont des portions non clivées, séparées par des portions clivées.

Mais nous pouvons pénétrer plus avant dans le détail de ce clivage, d'où résultent les membranes réticulées et les ponts. On se convainc sans trop de peine, à l'aide de coupes minces et de forts systèmes grossissants, que les parties qui demeurent intactes, qui ne se clivent pas, ne sont autre chose que les points brillants épaissis que nous avons signalés déjà dans les jeunes membranes, vues en coupe optique. On observe tous les stades de leur allongement, depuis l'état de simples points brillants, plus épais que la membrane, jusqu'à celui de filaments bien caractérisés.

Il arrive assez souvent que le clivage de la membrane se produit entre les points brillants sans que ceux-ci s'allongent encore notablement, du moins pendant un certain temps. Alors, les lamelles clivées qui alternent avec les nodules s'écartent et laissent entre elles des espaces vides, parfois renflés en forme de O. Ce cas est à peu près réalisé dans certaines cellules de la FIG. 7.

Concluons.

Nous considérons les couches périphériques réticulées comme des membranes cellulaires proprement dites, pour deux raisons : d'abord parce qu'elles présentent la structure générale et typique des membranes cellulaires; ensuite parce qu'elles dérivent de la membrane primitive des jeunes cellules par un simple clivage.

Quant aux ponts, nous les considérons aussi comme faisant partie de la membrane cellulaire : ils sont en continuité de substance avec son réticulum; ils présentent la même structure intime que ses trabécules; enfin, ils dérivent, comme ces enveloppes elles-mêmes, de la membrane originelle qui ne se clive pas à leur niveau.

REMARQUES.

I.

Avant de clore cette étude, nous tenons à rappeler l'attention du lecteur sur certaines particularités que nous nous sommes borné à signaler dans les membranes des cellules jeunes, sans nous arrêter à leur signification. Nous voulons parler des points brillants et épaissis, que l'on aperçoit sur ces membranes.

Notons d'abord que cette structure ne caractérise nullement les cellules épithéliales que nous avons étudiées; nous l'avons observée dans beaucoup d'autres épithéliums, et on la rencontre également dans les tissus les plus divers, surtout dans le jeune âge.

Cette structure ne serait-elle pas générale et typique pour les cellules jeunes? On serait tenté de le croire; mais ce serait sortir de notre cadre que d'aborder cette question. Bornons-nous à faire remarquer que l'aspect ponctué de ces membranes, vues en coupe, est en rapport avec deux faits que les travaux des cytologistes modernes tendent à mettre en lumière :

1° La structure réticulée des membranes. En effet, c'est un fait presque général que les membranes réticulées présentent des points nodaux épaissis. Les granules brillants de nos coupes optiques représenteraient ces points nodaux.

2° La genèse des membranes par plaque cellulaire. Ce point demande quelques éclaircissements. Rappelons d'abord que la plasmodiérèse ou division du protoplasme des cellules peut se faire apparemment de deux manières : par étranglement, ou par plaque cellulaire.

Jusque dans ces dernières années, le premier mode, l'étranglement, était généralement considéré comme typique pour la cellule animale. Mais Carnoy a démontré récemment(1) que bien des cellules animales se divisent au contraire par plaque aussi bien que les cellules végétales : telles sont beaucoup de cellules testiculaires des arthropodes, l'œuf des nématodes pendant la formation des globules polaires et la segmentation embryonnaire.

(1) Depuis, Henking (Unters üb d Entwickl. d. Phalangiden; Zeitsch. f. wiss. Zool., B. 45, 1887, p 120, fig. 52 et 53), a signalé déjà l'intervention de la plaque durant les premières segmentations des œufs des phalangides, et Boveri (Die Bildung d. Richtungskörper bei Ascaris megalocephala u. Ascaris lumbricoïdes; Zellen Studien, 1887), admet avec le professeur de Louvain, que les globules polaires des nématodes se séparent à l'aide d'une plaque cellulaire (Zellplatte).

Lequel de ces deux modes est mis en œuvre dans les cellules épithéliales? Cette question n'a pas encore été résolue suffisamment par l'observation, et, pour notre part, nous n'avons pas de preuves directes à faire valoir en faveur de l'un ou de l'autre processus. Remarquons seulement un fait qui n'est pas sans rapport avec la question : la membrane de nos cellules jeunes *est simple et présente des points épaissis*.

Il s'en suit que si la plasmodiérèse s'est faite par un étranglement profond et très resserré de la membrane cellulaire primitive, incisant en quelque sorte cette cellule en deux portions, les deux lames limitant la fente virtuelle d'étranglement ont dû se resouder plus tard pour former la membrane simple et ponctuée de la couche-matrice. Cette soudure secondaire a été complète; car, au moment du clivage de la membrane, phénomène concommittant de la dilatation des cellules, les deux feuillets demeurent unis par des ponts continus.

Dans cette hypothèse, les points d'épaississement de la membrane simple seraient donc formés par l'accolement et la soudure intime des points nodaux de chacune des deux membranes cellulaires adjacentes, libres autrefois, mais soudées actuellement.

Il faut reconnaître que ces phénomènes compliqués de diérèse par étranglement et de soudure subséquente, sans être impossibles à priori, sembleraient tout au moins étranges.

Au contraire, la structure ponctuée des membranes jeunes s'explique avec la plus grande facilité, si l'on admet que toutes les cellules adjacentes des couches formatives se sont divisées par plaques. En effet cette structure est très analogue à celle des plaques cellulaires que Carnoy a décrites chez les arthropodes et les œufs des nématodes. On peut s'en assurer en jetant un regard sur les figures qu'il en donne dans ses divers mémoires sur la cytodiérèse (1).

On y constate qu'à son début la plaque est formée de granules ou bâtonnets juxtaposés, réfringents et, souvent déjà, à ce stade, traversés ou reliés en leur milieu par une mince membrane primaire. Cette structure ne diffère de celle que nous attribuons à nos cellules épithéliales que par un détail de très peu de valeur, l'écartement parfois plus grand des points épaissis. Dans nos cellules cet écartement peut s'expliquer suffisamment par l'accroissement subséquent des deux jeunes cellules, et par la dilatation considérable qu'elles subissent à un moment donné.

(1) Carnoy : Voir surtout Mémoires sur les Nématodes, pl. III et IV; VI, VII et VIII, passim ; La Cellule, t II et III.

Dans cette hypothèse, les points brillants, qui en s'allongeant deviennent les ponts, au lieu de dériver des points nodaux soudés de deux membranes adjacentes, représenteraient simplement les granules de la plaque cellulaire, restée jusque là indivise. Ces granules, du reste, sont eux-mêmes les points de jonction des trabécules du réticulum de cette plaque ou membrane primitive.

Le clivage d'une plaque cellulaire en deux membranes autonomes est un fait bien connu; les végétaux et les animaux nous en offrent maints exemples. Mais un fait qui est caractéristique pour nos cellules épithéliales, c'est la persistance des épaississements nodaux qui, au lieu de se cliver, s'allongent pour former les ponts intercellulaires. Si l'on tient compte des données que nous venons de rappeler, ce fait ne constitue pas une anomalie étrange, mais une particularité très simple de l'évolution de la membrane cellulaire. En tout cas, il fournit la clef de toutes les images qui intriguent depuis longtemps les observateurs, et pour lesquelles on a inventé les termes : ponts, dentelures, cellules à engrenages, cellules dentelées, fibres unitives, etc.

II.

Le lecteur a pu remarquer que des divergences importantes séparent notre manière de voir, au sujet des cellules dentelées, de celle de nos prédécesseurs. Ces divergences reconnaissent des causes très diverses, que nous jugeons inutile de détailler ici. Qu'il nous suffise d'en signaler deux. D'abord la nature de l'objet; nous avons rencontré dans les épithéliums digestifs de l'embryon un objet des plus favorables à l'étude. Ensuite nous avons pris soin de rechercher la signification des détails qui nous ont occupé en comparant leur structure et leur genèse à la structure et la genèse d'éléments mieux connus.

Nous ne dirons rien de l'opinion des premiers observateurs qui considéraient, avec Schrön, les ponts comme des canaux ou, avec Schultze, comme des dentelures s'engrenant entre elles.

Parlons seulement des auteurs qui regardent les stries des espaces intercellulaires comme des ponts reliant les cellules.

Ainsi que nous l'avons exposé dans notre Historique, la plupart des auteurs récents voient dans les ponts des bras protoplasmatiques, anastomosés de cellule à cellule. Pour eux, les cellules dentelées des anciens histologistes sont donc des éléments étoilés, dont les rayons se correspondent

et s'unissent. Il en résulterait que l'ensemble des cellules du tissu épithélial, si non l'ensemble de toutes les cellules du corps, constitue un seul plasmodium plus ou moins découpé.

A côté de cette première manière de voir, Renaut en a formulée une toute différente. Aux yeux de ce savant les cellules sont unies par des éléments d'une nature spéciale des fibres solides, qui passent d'une cellule à l'autre. Le tissu n'est plus formé de cellules étoilées et anastomosées, mais de cellules bien distinctes, reliées par des fils solides.

Ainsi qu'on a pu le voir, les résultats de nos recherches nous obligent à nous séparer de l'une et de l'autre de ces opinions. Pour nous, l'épithélium à cellules dentelées est formé de cellules polyédriques, unies, il est vrai, par des ponts; mais ces ponts, formés d'une substance protéique très résistante, de nature plastinienne et apparemment homogènes, ne sont que *des dépendances de la membrane cellulaire*, des portions de la membrane primitivement simple qui persistent et s'allongent après son clivage. Malgré l'union que ces filaments établissent entre les cellules, celles-ci sont aussi indépendantes l'une de l'autre que les cellules peuvent l'être dans les tissus. Leur masse de protoplasme ou, pour parler plus nettement encore, leur enchylème ne communique pas directement de cellule à cellule. Certaines portions de la membrane primitive établissent seules un lien entre *les membranes* des cellules adjacentes, lesquelles dérivent elles-mêmes du clivage de cette membrane primitive.

La lecture de tous les auteurs que nous venons de citer nous conduit à penser que leur manière de concevoir les rapports des cellules est née de cette donnée encore admise par beaucoup d'histologistes, mais qui peut être regardée comme surannée, que certaines cellules sont dépourvues de membrane. Cependant cette remarque ne nous explique nullement comment ces observateurs ont pu faire abstraction dans leurs dessins et leurs considérations de l'existence d'une membrane aussi résistante et aussi visible que celle des cellules épithéliales du corps muqueux de Malpighi et de divers autres tissus. L'étude de la genèse des membranes eût peut-être conduit les auteurs à considérer les ponts comme une de leurs dépendances; mais pour en étudier la genèse il eût fallu d'abord ne pas en méconnaître l'existence.

Un seul auteur a parlé d'une membrane limitant les cellules; c'est Ramon y Cajal(1). Mais, ainsi que nous l'avons vu, partisan de la théorie des

(1) Guaita, l. c., parle, à propos des cellules du cristallin, d'une membrane protoplasmatique d'où les ponts s'élèveraient comme des cils; nous ne pouvons exprimer ici notre opinion à ce sujet, nos études sur la structure des cellules du cristallin n'étant pas achevées.

anastomoses cellulaires, il s'efforce de respecter la communication directe des masses protoplasmatiques en faisant passer cette membrane tout autour des ponts sous la forme d'une gaîne. Fait qu'il est, d'après nous, aussi impossible de démontrer, que l'existence du fil axial et du manchon d'enchylème interfilaire de Ranvier.

Pas plus que ses devanciers, Renaut ne parle d'une membrane cellulaire; sa manière de voir est pourtant toute différente de la leur, puisque ses fibres unitives sont des corps solides homogènes, et non des cordons de protoplasme. Il n'entre pas dans nos intentions de discuter dans tous ses détails cette opinion, ni celle de Sheridan-Delepine, qui a beaucoup de rapport avec elle. Mais nous tenons à faire ressortir un fait qui nous paraît capital; le voici : dans l'objet même que le professeur Renaut a étudié de préférence, le sabot des embryons, il existe une membrane parfaitement constituée autour de chaque cellule. Dès lors, les vues que nous avons émises au sujet de la genèse des membranes par plaque cellulaire, aussi bien que sur la genèse des ponts par le clivage de la membrane primitive et simple, ces vues, disons-nous, s'appliquent également bien aux cellules du sabot et aux ponts qui les unissent. A notre avis, les fibres unitives de Renaut doivent être considérées comme des trabécules du réticulum protoplasmatique interne, orientées dans une direction particulière et se poursuivant jusque dans les nodules de la membrane. Une semblable orientation s'observe dans bien d'autres cellules encore. Quant au passage à travers la membrane il trouve une explication fort simple dans la genèse par plaque cellulaire. Ce n'est pas, cependant, que nous admettions avec Sheridan-Delepine que tous les filaments qui traversent la membrane ont appartenu au fuseau caryocinétique; il est très admissible en effet que les trabécules elles-mêmes du protoplasme affectent une disposition semblable. Cependant nous nous garderons aussi de repousser l'hypothèse du savant anglais d'une manière absolue; car, en admettant la genèse des membranes par plaque cellulaire on peut concevoir que toutes les fibres ou trabécules qui traversent les membranes ont fait partie de l'une ou de l'autre des plaques qui ont concouru à former les diverses portions de l'enveloppe générale actuellement existante autour de la cellule. C'est du reste un point qu'il ne nous appartient pas de traiter ici *ex professo*, pas plus que la théorie de l'exoplasme et de l'endoplasme que soutient Renaut. Notons seulement que cette dernière théorie, loin de pouvoir s'appliquer à toute espèce de cellules, se trouve en contradiction avec les faits observés, même dans les tissus épithéliaux.

III.

La couche-matrice nous présente un détail histologique plus facile à observer, et dont l'étude suivie pourrait bien ne pas manquer d'intérêt.

Dans un âge moins avancé que celui auquel nous avons considéré les embryons jusqu'ici, au lieu de trouver une seule rangée de cellules formatives non différentiées, on trouve deux, trois, etc. couches de cellules encore dépourvues d'enclaves, et munies d'une membrane très mince. A mesure que l'embryon avance en âge, ces couches diminuent de nombre, et se réduisent bientôt à une couche unique de cellules cylindriques. Plus tard les cellules de cette rangée perdent elles-mêmes la forme cylindrique; elles deviennent cubiques, puis s'aplatissent contre le tissu conjonctif, de sorte que sur un même espace elles sont bien moins nombreuses. A la naissance, nous n'avons plus retrouvé cette couche dans la peau. La première rangée est bien composée de cellules cylindriques et sans enclaves; mais chacune d'elles a déjà sa membrane réticulée distincte, et présente des ponts de forte dimension. Ces derniers caractères attestent avec clarté que cette couche n'est pas l'homologue de la couche-matrice de l'embryon. Les FIG. **20**, **21**, **22** et **23** montrent assez nettement les transitions que nous mentionnons en passant. Dans l'épithélium, de la FIG. **20**, l'accroissement du tissu semble résulter surtout de la multiplication cellulaire; en effet, les cellules croissent rapidement en nombre, mais bien peu d'entre elles arrivent à se différentier. Dans les deux stades marqués par les FIG. **21** et **22** et aussi par la FIG. **4**, c'est au contraire l'accroissement des éléments cellulaires qui prédomine. A la naissance, l'activité proliférative est réduite à des proportions beaucoup moindres encore que dans les tissus embryonnaires; car, alors, on ne trouve plus de couche de cellules formatives, l'épithélium est constitué en entier par des cellules adultes à membranes différentiées et reliées par des ponts.

BIBLIOGRAPHIE

1. *Schrön* : Ueber die Porenkanäle in der Membran der Zellen des Rete Malphigii beim Menschen; Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, t. IX, 1863.
2. *Max Schultze* : Die Stachel- und Riffzellen des tieferen Schichten der Epidermis dicker Pflasterepithelien und der epithelial Krebse; Virchow's Archiv, 1864.
3. *G. Bizzozero* : Annali univ. di Medicina; Ottobre 1864.
4. *F. E. Schultze* : Epithel- und Drüsenzellen; Arch. für mikr. An., 1867.
5. *J. Renaut* : Manuel d'histologie pathologique, par V. Cornil et L. Ranvier. Chapitre de la peau, par J. Renaut, 1869.
6. *G. Bizzozero* : Sulla struttura degli Epiteli pavimentosi stratificati; Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften, 1871.
7. *Lott* : Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien; Untersuchungen aus dem Institüte für Physiologie und Histologie in Graz, 1873.
8. *Langerhans* : Ueber die Haut der Larve von Salamandra maculata; Arch. f. mikr. Anat., t. IX, 1873.
9. *C. Heitzmann* : Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper; Comptes-Rendus de l'Académie impér. de Vienne, 1873.
10. *Unna* : Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde; Archiv für mikr. An., t. XII, 1876.
11. *A. Key u. G. Retzius* : Till Kännedommen om saftbanorna i människans hud Nordisk med. Arkiv., B. 8, n^r 5.
12. *Frans Leidig* : Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien; Arch. für mikr. An., t. XII, 1876.
13. *L. Ranvier* : Traité technique d'Histologie, commencé en 1875.
14. *L. Ranvier* : Nouvelles recherches sur le mode d'union des cellules du corps muqueux de Malpighi; Comptes-Rendus de l'Acad. des Sciences, t. 89, 1879.
15. *Louis Elsberg* : Microscopical Study of Papilloma of the Larynx; Archives of Laryngology, New-York, vol. I, 1880.

16. *W. Pfitzner* : Die Epidermis der Amphibien; Morphologisches Jahrbuch, Bd. 6, 1880.
17. *C. Frommann* : Sitzungsber. d. Jen. Ges., 1880, 5. März.
18. *L. Ranvier* : Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi; Comptes-Rendus de l'Acad. d. Sc., t. 95, 1882, décembre.
19. *W. Flemming* : Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung; Leipzig, 1882.
20. *C. Heitzmann* : Microscopical Morphology of the Animal body in health and disease; New-York, 1883.
21. *Sheridan-Delepine* : Contribution to the study of Nucleus-Division, based on the study of prickle-cells; Journal of Anatomy and Physiologie, vol. XVIII, p. IV, 1883.
22. *G. Bizzozero* : Gazetta delle cliniche di Torino, 1884, décembre.
23. *P. Mitrophanow* : Ueber die Intercellularlücken im Epithel; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1884, 2s Heft.
24. *Schiefferdecker* : Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen; Arch. für mikr. An., t. XXIII, 1884.
25. *C. Heitzmann* : Ueber den feineren Bau des Glaskörpers; Klinisch monatbl. für Augenheilkunde, Jahr. XXI, Beilage 1883.
26. *G. Bizzozero* : Ueber den Bau der geschichteten Pflasterepithelien; International Monatschrift für Anatomie u. Histologie, Bd. II, 1885.
27. *J. Renaut* : Sur les fibres unitives des cellules du corps muqueux de Malpighi; Compte-Rendu de la 14e session de l'Association française pour l'avancement des sciences, P. II, 1885.
28. *Ramon y Cajal* : Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithéliums pavimenteux stratifiés; Journal international mensuel d'anatomie et d'histologie, t. III, 1886.
29. *J. H. List* : Ueber Becherzellen; Arch. für mikr. An., Bd. XXVII, 1886.
30. *A. Prenant* : Sur la morphologie des épithéliums; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1886.
31. *L. Guaita* : Contribuzione alla citologia degli epitelii del cristallino; Siena, 1887.
32. *Kultschitzny* : Verbindung glatter Muskelfaser-Zellen; Biologisches Centralblatt, 15 Nov. 1887.
33. *J. Renaut* : Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighi; Comptes-Rendus de l'Acad. de sciences, t. CIV, n° 4, 1887.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Tous les dessins ont été exécutés à la chambre claire. Sauf indication contraire, les figures ont été dessinées au grossissement fourni par l'objectif 1/12 *et l'oculaire* 4 *de Zeiss.*

FIG. **1.** Schéma de HEITZMANN pour l'interprétation des ponts. Ceux-ci ne seraient que de simples trabécules du réticulum interne, passant sans modification à travers l'espace intercellulaire.

FIG. **2.** Schéma de la coupe longitudinale des ponts d'après la théorie de RANVIER. Un filament du protoplasme cellulaire constitue l'axe du pont; une couche d'enchylème forme cylindre autour de cet axe solide.

FIG. **3.** Schéma de la coupe des ponts d'après RAMON Y CAJAL. Un seul détail le fait différer du schéma 2; c'est la fine ligne représentant une membrane homogène qui limite la cellule et chacun des ponts.

FIG. **4.** Aspect d'une coupe faite dans une lame du feuillet. Embryon de veau ayant 30 à 35 centimètres de long. Obj. B, occ. 2 de Zeiss. *tc,* tissu conjonctif jeune présentant la coupe d'un vaisseau; *m,* couche-matrice de l'épithélium, formée d'une rangée unique de cellules remplies de substances albuminoïdes. Le reste de l'épithélium est constitué par de grandes cellules gorgées de glycogène, et présentant leurs noyaux rejetés vers la périphérie. Pas de couche cornée.

FIG. **5.** Une portion de la FIG. **4** à un grossissement plus fort. *m,* couche-matrice : série de petites cellules fort granuleuses. Leur noyau contient un élément nucléinien filamenteux; leurs contours se dessinent sous l'aspect d'une fine ligne de ponctuations.

La couche suivante présente des cellules fort agrandies. Leurs contours du côté de la matrice sont semblables à ceux des cellules proliféatrices; du côté opposé il y a des ponts bien nets. Leur contenu, dessiné dans deux cellules, présente un noyau comme dans la matrice, et un protoplasme ayant déjà de grandes vacuoles. La cellule marquée par *a* et *b* présente à sa surface la membrane réticulée : en *a* le réticulum est plus distendu que dans la portion *b*, comme les ponts du côté *a* sont plus longs et plus distancés que du côté *b*; *c,c,* montrent des lambeaux de la membrane entamés par le rasoir; *n,n,* montrent le contenu de ces cellules, c'est-à dire le noyau avec les restes du protoplasme refoulés par le glycogène. Sur les contours de toutes les autres cellules on voit les ponts et la coupe optique de la membrane.

FIG. **6.** Cellules du feuillet traitées par l'iode. *g,* grosse boule de glycogène qui refoule noyau et cytoplasme. Obj. F, oc. 4 de Zeiss

FIG. **7**. Coupe au collodion des premières couches de l'épithélium du feuillet embryonnaire. La partie inférieure de la première rangée a pour limite une ligne de ponctuations. Peu à peu les espaces intercellulaires paraissent entre ces nodules, qui deviennent ainsi des ponts. Les espaces croissent, les ponts s'amincissent et s'allongent. Entre les cellules les plus agées les espaces intercellulaires paraissent distendus. Noyau et contenu comme dans la FIG. **5**.

FIG. **8**. Cellules de la couche-matrice, dissociées par l'alcool au tiers. La surface ne montre pas encore de réticulum.

FIG. **9**. Idem; les vacuoles apparaissent.

FIG. **10**. Même stade à peu près que sur la FIG. 9.

FIG. **11**. Le noyau est rejeté à un pôle. Le réticulum de la membrane se marque sur une partie; du côté du noyau il est impossible d'analyser la ponctuation. Alcool $^1/_3$.

FIG. **12**. Toute la cellule est entourée d'un réticulum délicat. A la périphérie s'implantent les dentelures, débris des ponts. Alcool $^1/_3$.

FIG. **13**. La membrane réticulée s'est fortifiée, les mailles ont grandi; mêmes dentelures. Alcool $^1/_3$.

FIG. **14**. La membrane devient de plus en plus évidente. Sur une des faces quelques trabécules ont disparu.

FIG. **15**. Les mailles de la membrane sont très grandes; beaucoup de trabécules ont disparu; les débris des ponts sont espacés. Alcool $^1/_3$.

FIG. **16**. Cellules des villosités de l'amnios du même embryon. Membrane et ponts très délicats.

FIG. **17**. Cellule très grande de l'épiderme du même embryon, colorée à l'hématoxyline. Fort réticulum de la membrane; *n*, noyau relativement petit, *oo*, déchirure de la membrane correspondant à une rupture des ponts.

FIG. **18**. Cellules de l'épiderme d'un enfant nouveau né. Volume moindre des cellules. Noyau très grand. Ponts et membrane relativement distendus.

FIG. **19**. Cellule moyennement aplatie, raclée de la bouche et colorée directement à l'hématoxyline. Grossissement : obj. 1/18, oc. 4 de Zeiss. Le réticulum est relativement délicat, les dentelures sont à peine marquées. Le noyau paraît homogène.

FIG. **20**. Épithélium du feuillet d'un embryon de veau ayant 15 centimètres. En *m*, couche-matrice formée de plusieurs couches de petites cellules. Nulle part on ne voit des ponts. Obj. F, oc. 4 de Zeiss.

FIG. **21**. Même épithélium sur un embryon de 30 centimètres. Les cellules formant la matrice *m*, sont cylindriques et ne forment qu'une série. Obj. F, oc. 4 de Zeiss.

FIG. **22**. Même épithélium dans une partie distendue. Les cellules prolifératives s'aplatissent contre le tissu conjonctif. Obj. F, oc. 4 de Zeiss.

FIG. **23**. Les premières couches contre le tissu conjonctif de l'épithélium labial d'un enfant nouveau-né. La première couche a déjà des cellules pourvues de membranes et de ponts.

FIG. **24**. Cellules du sabot d'un embryon de veau, choisies dans les couches inférieures de l'épithélium. Deux cellules montrent la disposition du glycogène *g* en petites sphérules. L'autre cellule montre sa membrane de face. La petite cellule provient des couches plus inférieures encore : elle ne paraît guère avoir de vacuoles.

TABLE DES MATIÈRES

Aperçu historique. 403

Resumé. — État de la question 407

Choix de l'objet 408

Méthodes 409

Observations personnelles 411

Remarque sur le contenu de la cellule 416

Signification de la couche réticulée et des ponts 417

1° Le réticulum qui s'aperçoit si nettement à la surface de chaque cellule appartient à la membrane cellulaire 417

2° La structure et les rapports des ponts démontrent qu'ils font partie de la membrane. 419

3° La genèse des ponts et des membranes réticulées démontre qu'ils dérivent directement de la membrane primitive 419

Remarques : 422

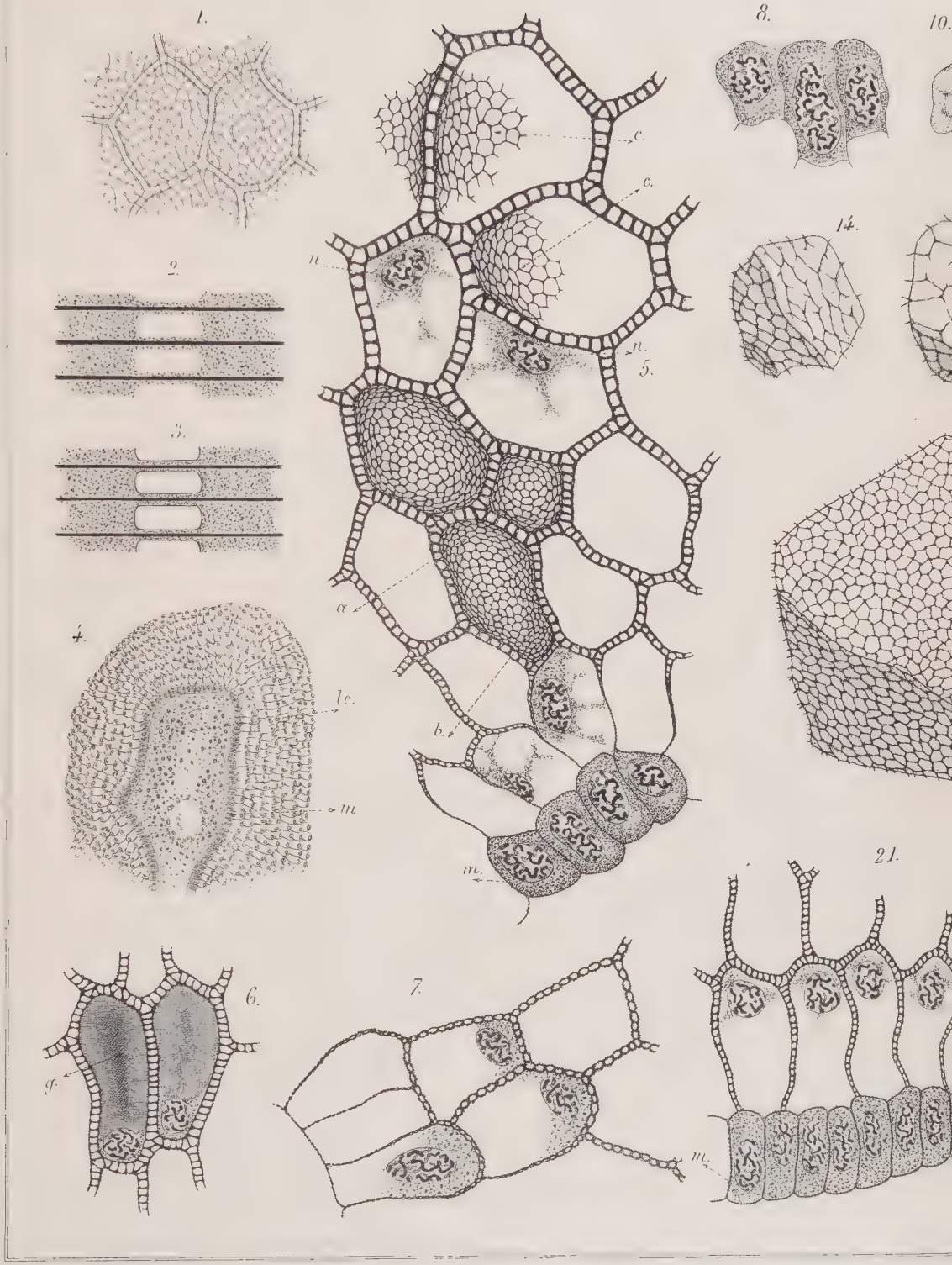
I. Sur la plasmodiérèse 422

II. Sur les observations antérieures 424

III. Sur les modifications de la couche-matrice 427

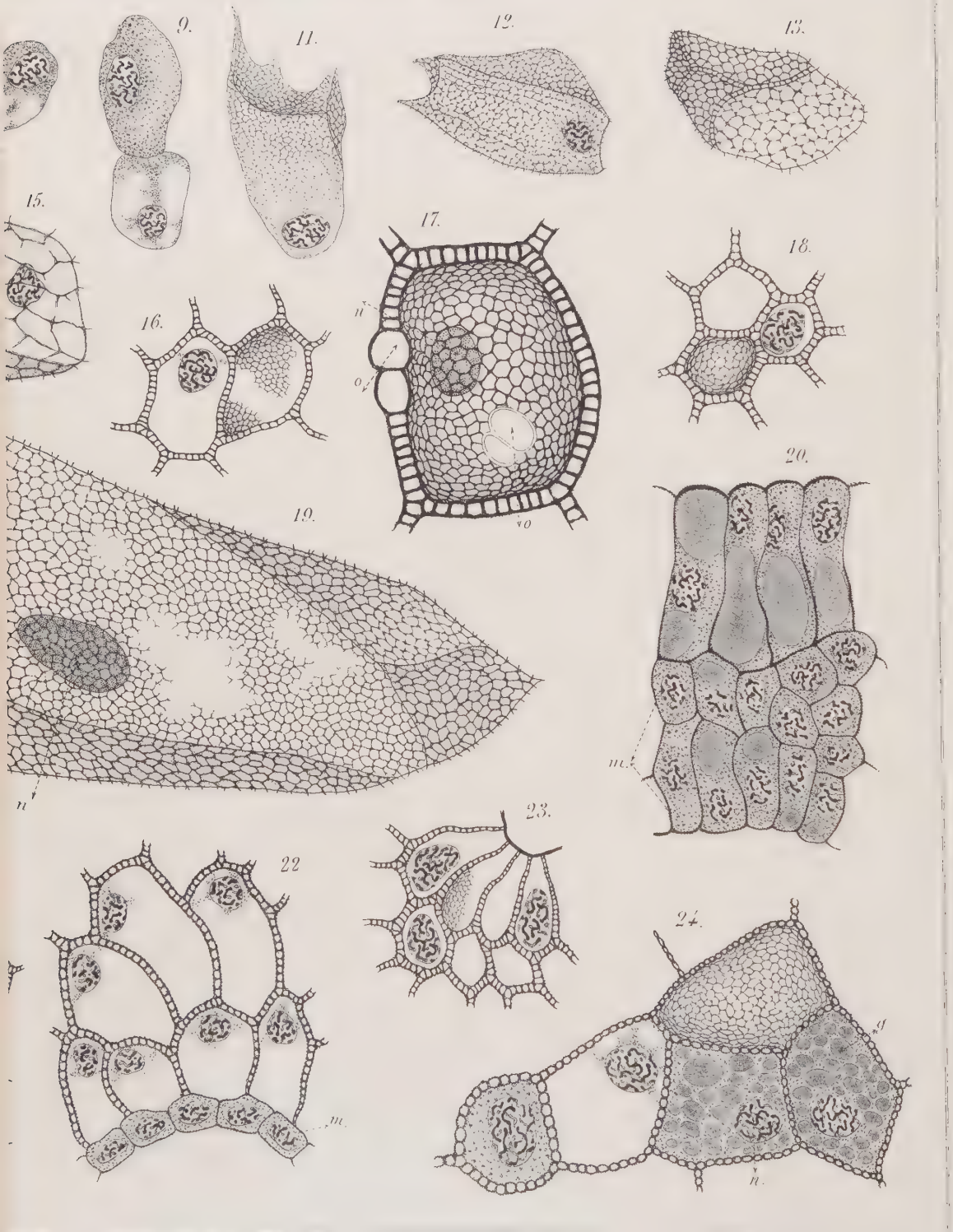
Bibliographie 429

Explication de la planche 431



M. Mc. ad. nat. del.

Lith. Ch. Du



A. Joos. sc.

mont. Louvain.

HC 413I C